

Aus der Biologischen Station Lunz (Niederösterreich)

Untersuchungen über die Vertikalwanderung
planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung
der Strahlungsverhältnisse

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von

Hans Otto Siebeck

aus

Heidelberg

Mai 1960

1. Berichterstatter: Prof. Dr. F. Gessner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Autrum

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Mai 1960



Sonderdruck aus

Internationale Revue d. ges. Hydrobiologie 45, 3, 381-454 (1960)

Deutscher Verlag der Wissenschaften Berlin

OTTO SIEBECK

Biologische Station Lunz (Niederösterreich) und Botanisches
Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG PLANKTISCHER CRUSTACEEN UNTER BERÜCKSICHTIGUNG DER STRAHLUNGSVERHÄLTNISSE

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	382
II. Untersuchungsmethoden	384
A. Lichtmessungen	384
1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit	385
a) Apparatur	385
b) Spektralfilter	385
c) Montage des Photoelementes	385
d) Meßvorgang und Auswertung	386
2. Ermittlung der spektralen Energieverteilung im Wasser	386
3. Die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse	386
a) Apparatur	387
b) Auswertung	387
B. Quantitative Planktonfänge	391
1. Apparatur und Fangmethodik	394
2. Auswertung	395
III. Das optische Milieu der untersuchten Gewässer	395
IV. Allgemeine Untersuchungen über die Vertikalwanderung	399
A. Untersuchungen im Lunzer Untersee	399
1. Allgemeine Feststellungen	401
2. Spezielle Feststellungen	404
B. Untersuchungen im Lunzer Obersee	405
1. Allgemeine Feststellungen	405
2. Spezielle Feststellungen	407
V. Untersuchungen während der stabilen Phase der Vertikalverteilung	408
A. Untersuchungen im Lunzer Untersee	409
1. Die Strahlungsverhältnisse	410
2. Temperatur	412
3. Interpretation der Fangergebnisse	412
B. Untersuchungen im Lunzer Obersee	415
1. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse	415
2. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener O ₂ -Verhältnisse in der Tiefe des Sees bei fast gleichen Witterungsverhältnissen	418
C. Diskussion	421
VI. Spezielle Untersuchungen über die Vertikalwanderung	424
A. Untersuchungen über die End- bzw. Anfangsphase der Vertikalwanderung vor und nach Sonnenhöchststand bei wolkenlosem Himmel	424

B. Untersuchungen bei kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke an einem wolkenlosen Tag	431
C. Untersuchungen bei plötzlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke	433
D. Untersuchungen bei plötzlicher und anschließend weiterer, aber langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke	434
E. Untersuchungen bei kontinuierlicher Zunahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel	436
F. Untersuchungen bei fast kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel	438
VII. Vergleich der Fangergebnisse verschiedener Untersuchungen	441
VIII. Diskussion	445
IX. Zusammenfassung	450
X. Anhang	451
XI. Literatur	453

I. EINLEITUNG

Das Phänomen der tagesrhythmischen Wanderung der Planktonorganismen ist seit langer Zeit bekannt. Bereits CUVIER (1817) wies auf die Unterschiede der vertikalen Verteilung hin, welche bei *Daphnia* in Abhängigkeit von der Tageszeit und der Witterung beobachtet werden konnten. Seither hat das Problem der vertikalen Planktonwanderung zahlreiche Bearbeiter gefunden, deren Ergebnisse von CUSHING (1950) zusammengestellt und ausführlich behandelt wurden.

Kausale Betrachtungen lenkten das Interesse sehr bald auf den Lichtfaktor, dessen überragende Bedeutung durch die Freilanduntersuchungen insbesondere von RUTTNER (1905, 1909, 1914, 1929/30, 1943), RUSSEL (1926/27), WORTHINGTON (1931), CLARKE (1933) u. a. klar gezeigt wurde.

Ungeachtet der Mannigfaltigkeit verschiedener Verhaltensweisen gleicher Arten in verschiedenen Gewässern oder verschiedener Altersstadien und Geschlechter in gleichen Gewässern ergeben sich aus dem Studium aller dieser Untersuchungen zwei grundsätzliche Fragestellungen:

1. Unter welchen Bedingungen findet eine Vertikalwanderung statt?
2. Wie kommt die vertikale Richtung der Wanderung zustande?

Eine exakte Bearbeitung dieser und der damit zusammenhängenden Fragen ist nur im Experiment denkbar und wurde bereits in früherer Zeit — zum Teil jedoch unabhängig vom Gesichtspunkt der Vertikalwanderung — von EWALD (1910), v. FRISCH & KUPELWIESER (1913), CLARKE (1930), in neuerer Zeit von SMITH & BAYLOR (1953), HARRIS and WOLFE (1955), HARRIS and MASON (1956) und SCHRÖDER (1959) durchgeführt, wobei der Schwerpunkt im allgemeinen auf orientierungsphysiologischem Gebiet liegt.

Allen Versuchen, das Verhalten der Plankter im Freiland auf Grund experimenteller Befunde zu erklären, sind jedoch gewisse Grenzen gesetzt. Dies liegt vor allem daran, daß gerade die Planktonorganismen in äußerst empfindlicher Weise auf Milieuänderungen reagieren, welche durch eine übersichtliche und exakte Versuchsanordnung notwendigerweise zustande kommen. Es ergeben sich bereits dann erhebliche Schwierigkeiten, wenn der Versuch unternommen wird, unter bestimmten konstanten Beleuchtungsverhältnissen im Experiment irgendein spezifisches Verhalten zu ermitteln, dessen Abwandlungen unter verschiedenen Bedingungen exakte Untersuchungen erlauben würde. Beschafft man sich die Plankter zu verschiedenen Zeiten immer wieder aus ihrem natürlichen Milieu, so wird unter gleichen Laborbedingungen nicht selten ein völlig verschiedenartiges Verhalten zu beobachten sein (vgl. v. FRISCH und KUPELWIESER 1913).

Dasselbe ist nun leider auch der Fall, wenn die Plankter längere Zeit im Labor gehalten werden und mit denselben Tieren von Zeit zu Zeit Versuche unter gleichen Bedingungen durchgeführt werden. Neben der großen Variabilität des Verhaltens der Einzeltiere unter gleichen Bedingungen ist gerade auch diese Beobachtung ein großes Hemmnis für exakte Untersuchungen.

Für bestimmte Feststellungen, wie z. B. die Prüfung des Helligkeitsunterscheidungsvermögens bei Daphnien (HEBERDEY und KUPKA 1941), konnte durch CO₂-Zugabe ein bedingungslos positiv photoaktisches Verhalten ausgelöst werden, durch welches alle individuellen Unterschiede in den Hintergrund gedrängt wurden. Dieses Hilfsmittel ist jedoch bei den meisten Fragestellungen nicht anwendbar.

VIAUD (1938) gelang es dennoch, die bisher wohl exaktesten sinnesphysiologischen Versuche mit Daphnien durchzuführen. Er ging dabei von einer Beobachtung aus, die bereits EWALD (1910) — allerdings unter etwas anderen Bedingungen — beschrieben hatte: der Pendelbewegung der Planktonorganismen in einem homogenen Lichtfeld.

Das von VIAUD verwendete Untersuchungsobjekt *Daphnia pulex* ist jedoch offensichtlich erheblich widerstandsfähiger als die typischen Planktonorganismen, mit welchen ich genau die gleichen Versuche durchzuführen beabsichtigte. Zwar konnte in allen Fällen (*Daphnia longispina*, *Eudiaptomus gracilis*, *Acanthodiaptomus denticornis*) die typische Pendelbewegung ausgelöst werden, die jedoch unter gleichbleibenden Bedingungen in der Regel in unkontrollierbarer Weise verlief.

Durch diese Ausführungen sollte lediglich angedeutet werden, welche Schwierigkeiten auch experimentellen Untersuchungen mit typischen Planktonorganismen entgegenstehen, wenn einzelne bestimmte Verhaltensweisen analysiert werden und schließlich über deren Anteil am Gesamtgeschehen der Vertikalwanderung etwas ausgesagt werden soll.

HARRIS und WOLFE (1953) haben schließlich mit Erfolg den Versuch unternommen, die Wanderung unter künstlichen Bedingungen im Labor hervorzurufen. Damit wird nun auch die Beobachtung des Gesamtgeschehens im Experiment ermöglicht, wobei jedoch in Kauf genommen werden muß, einzelne physiologische Komponenten weniger klar zu erfassen und von anderen Einflüssen zu trennen. Immerhin gestatten die Versuchsergebnisse eine Interpretation auf physiologischer Basis, welche zu weiteren interessanten Fragestellungen führte und darüber hinaus auch geeignet ist, eine Brücke zu den Beobachtungen im Freiland zu schlagen.

Eine sehr wesentliche Voraussetzung dafür ist jedoch die Kenntnis des Ablaufs der Vertikalwanderung im Freiland unter dem Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse. Obwohl RUTTNER (z. B. 1943) mehrmals auf die Bedeutung und Notwendigkeit derartiger Freilanduntersuchungen über die Planktonwanderungen unter Berücksichtigung der Beleuchtungsverhältnisse hingewiesen hat, liegen bisher nur wenige Arbeiten vor (CLARKE 1933, ULLYOT 1938).

Einer der größten Nachteile der Freilanduntersuchung besteht nun darin, daß keine der bis heute bekannten Methoden eine einwandfreie, direkte Beobachtung der Einzeltiere in ihrem natürlichen Milieu ermöglicht. Das bedeutet, daß über die im Zusammenhang mit der Vertikalwanderung wirksamen Orientierungsmechanismen keine Informationen zu gewinnen sind.

Zur Frage der auslösenden Faktoren, insbesondere soweit sie durch die Beleuchtungsverhältnisse zustande kommen, vermag die Freilanduntersuchung jedoch wesentlich beizutragen.

Es war daher meine Aufgabe, eine kombinierte Fang- und Meßmethode zu entwickeln und die Wanderung des Zooplanktons unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse zu beschreiben.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Fr. FRITZ GESSNER, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, die großzügige Unterstützung und das stete Interesse am Fortgang der Arbeit.

Herrn Prof. Dr. F. RUTTNER, dem damaligen Leiter der Biologischen Station Lunz, gilt mein besonderer Dank für die Aufnahme in seinem Institut und darüber hinaus seine Unterstützung und Anteilnahme bei der Ausführung der Arbeiten.

Großen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. I. FINDENEGG, dem jetzigen Leiter der Biologischen Station Lunz für sein freundliches Entgegenkommen, und Herrn Dr. F. SAUBERER und Frau Dr. I. DIRMHIRN sowie Herrn Dr. BERGER für die Überlassung zahlreicher Meßgeräte, Literatur und hilfreiche Beratung.

An dieser Stelle sei auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft bestens gedankt, durch deren Unterstützung die Untersuchungen ermöglicht worden sind.

Mein Dank gilt ferner Herrn Dr. R. WETTE, Zoologisches Institut der Universität Heidelberg, und Herrn Dr. P. IM, Arbeitsgemeinschaft für Biometrie, Freiburg, für die freundliche Beratung bei der statistischen Behandlung der Untersuchungsergebnisse.

II. UNTERSUCHUNGSMETHODEN

A. Lichtmessungen

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalverteilung und die Vertikalwanderung des Planktons interessiert innerhalb des Bereiches der Sonnen- und Himmelsstrahlung jener Anteil, der sinnesphysiologisch wirksam ist. Dieser Bereich des für die Planktoncrustaceen sichtbaren Lichtes ist in seinen Grenzen nicht genau bekannt und dürfte auch für die einzelnen Vertreter mehr oder weniger verschieden sein. Auf Grund experimenteller Untersuchungen, vornehmlich mit Daphnien (VIAUD 1938 u. a.), besteht jedoch die Sicherheit, daß der Empfindlichkeitsbereich des verwendeten Photoelementes ($333\text{ m}\mu$ bis $850\text{ m}\mu$) jenen Anteil weitgehend erfaßt und auch den maximalen Empfindlichkeitsbereich der untersuchten Plankter mit einschließt. Die Bedeutung der kurzwelligen Strahlung unter $330\text{ m}\mu$ tritt in den natürlichen Gewässern infolge der starken Absorption zurück (vgl. MERKER 1940, SAUBERER-RUTTNER 1941, GESSNER 1955) und kann daher nicht mehr zur Wirkung gelangen. Damit sind trotz der genannten Einschränkungen die Voraussetzungen für Untersuchungen über die Planktonwanderung und deren Abhängigkeit von den Lichtverhältnissen gegeben.

Das Licht kann in verschiedener Weise auf das Plankton einwirken:

- a) durch seine spektrale Zusammensetzung bei gleichbleibender Gesamtenergie,
- b) durch verschiedene Energiebeträge bei gleichbleibender, spektraler Zusammensetzung.

Unter natürlichen Bedingungen werden derartige Fälle getrennt nie realisiert. Änderungen der Gesamtenergie des Lichtes im Laufe eines Tages sind stets mit Änderungen der spektralen Zusammensetzung verknüpft. Sieht man von besonderen Witterungsverhältnissen ab (ULLYOTT 1939), so treten jedoch die Änderungen der spektralen Zusammensetzung des Lichtes gegenüber jenen der Gesamtenergie an Bedeutung zurück und wurden aus diesem Grunde nicht berücksichtigt.

Im Zusammenhang mit den Planktonfängen hielt ich folgende Untersuchungen für besonders wichtig:

1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit zur Charakterisierung des Gewässers,
2. Ermittlung der absoluten, spektralen Energieverteilung im Wasser,
3. Registrierung der Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse.

1. Bestimmung der relativen, spektralen Lichtdurchlässigkeit

a) Apparatur

Die Relativmessungen wurden mit einem Photoelement der Firma Lange in Verbindung mit einem spitzengelagerten μ -Ampèremeter durchgeführt. Nach SAUBERER-RUTTNER (1941) ist zu beachten, daß ein lineares Verhältnis zwischen Photostrom und Beleuchtungsstärke nur bei geringem Außenwiderstand (= Widerstand des Ampèremeters und Kabelwiderstand) und Beleuchtungsstärke unter 1000 Lux bleiben kann. Je höher der Außenwiderstand ist, um so eher wird bei zunehmender Beleuchtungsstärke das lineare Verhältnis gestört. Zur Messung höherer Beleuchtungsstärken wurde daher der Außenwiderstand durch Verwendung von Nebenschlüssen herabgesetzt und durch eine entsprechende optische Dämpfung dafür gesorgt, daß die Beleuchtungsstärke unter 1000 Lux blieb. Der Innenwiderstand des verwendeten μ -Ampèremeters beträgt 1788,8 Ω . Er konnte mit Hilfe zweier Nebenschlüsse von 992,3 Ω bzw. 102,0 Ω auf 628,0 Ω und 94,9 Ω herabgesetzt werden. In Verbindung mit dem Photoelement war das Meßgerät für die drei sich aus dieser Anordnung ergebenden Meßbereiche gesondert geeicht. Die Eichkurven wurden von Zeit zu Zeit zur Feststellung eventueller Ermüdungserscheinungen (vgl. SAUBERER 1958) des Photoelements mit Hilfe eines weiteren Photoelementes geprüft, das eigens für diesen Zweck bestimmt war, im Dunkeln aufbewahrt wurde und in der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien, geeicht worden war.

b) Spektralfilter

Die Kenntnis der selektiven Empfindlichkeit des verwendeten Photoelements und die Angaben für die Durchlässigkeit der Schottfilter aus dem Firmenkatalog ermöglichten die graphische Bestimmung des optischen Schwerpunktes. Der Empfindlichkeitsbereich des Elementes wird mit Hilfe der Filter in fünf Abschnitte zerlegt, die eine ausreichende Charakterisierung des Gewässers gestatten. Die wesentlichen Daten dieser Filter bzw. Filterkombinationen in Verbindung mit dem Photoelement sind in Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1

Filterbezeichnung	Durchlässigkeit	Opt. Schwerpunkt
1. UG 1 + BG 12	333—410 $m\mu$	375 $m\mu$
2. BG 12	355—515 $m\mu$	445 $m\mu$
3. VG 9	442—644 $m\mu$	529 $m\mu$
4. BG 18 + OG 2	545—760 $m\mu$	587 $m\mu$
5. RG 2	592—850 $m\mu$	654 $m\mu$

c) Montage des Photoelementes

Das Photoelement ist in einem wasserdichten Messinggehäuse, das mit einem Fenster versehen ist, eingeschlossen. Es konnte an einem Kabel, an dem eine Metereinteilung angebracht war, über einen Ausleger, zur Vermeidung von Reflexion und Abschattung seitens der Bootswand, in die Tiefe versenkt werden. Um die Planktonfänge unmittelbar mit Lichtmessungen zu koppeln, war auch an dem Planktonschöpfer ein Photoelement angebracht worden (Abb. 4). Die Technik der rasch aufeinanderfolgenden Planktonfänge, die erst im Laufe der Untersuchungen entwickelt wurde, erlaubte in erster Linie aus zeitlichen Gründen nicht, den Schöpfer über den Ausleger in die Tiefe zu versenken, so daß die Lichtmessungen in den meisten Fällen mit dem oben erwähnten Gerät durchgeführt wurden.

d) Meßvorgang und Auswertung

Die Messungen wurden von Meter zu Meter durchgeführt, mehrmals wiederholt und für jede Metertiefe die relative, mittlere Durchlässigkeit bestimmt. Die optische Schwerpunktverschiebung, bedingt durch die selektive Filterwirkung des Wassers, wurde nicht berücksichtigt, da sie in den oberen Schichten der untersuchten Seen weniger in Erscheinung tritt (SAUBERER und ECKEL 1938). Eine Ausnahme forderten jedoch die Messungen mit dem Filter BG 12 und der Filterkombination UG 1 + BG 12. Die Relativmessung mit dem Filter BG 12 wurde bis in 6 m Tiefe durchgeführt, der weitere Verlauf für größere Tiefen berechnet, wobei der mittlere Transmissionskoeffizient aus den Schichten 1 bis 6 m als Rechnungsgrundlage herangezogen wurde. Die Messung mit der Filterkombination UG 1 + BG 12 erfolgte in Abständen von 30 cm bis in 1,50 m Tiefe. Alle weiteren Werte wurden errechnet. Auf diese Weise wurden Meßfehler, die durch die optische Schwerpunktverschiebung besonders in diesen Bereichen auftreten, weitgehend ausgeschaltet. Die ermittelten Durchlässigkeiten der einzelnen Wassertiefen wurden in Prozent auf den unter der Wasseroberfläche gemessenen „Oberflächenwert“ bezogen. Während der Relativmessung innerhalb eines Meters wurde mit Hilfe eines weiteren Photoelementes, das sich im Boot befand, darauf geachtet, daß keine unbemerkten Änderungen der Beleuchtungsstärke durch Wolken oder Nebel stattfanden (NYDEGGER 1957).

2. Ermittlung der spektralen Energieverteilung im Wasser

Die Relativmessungen geben Auskunft über den prozentualen Abfall der in das Wasser eingedrungenen Strahlung für die verschiedenen Spektralbereiche. Mit Hilfe absoluter Messungen in den entsprechenden Spektralbereichen über der Wasseroberfläche, können die Verhältnisse für die einzelnen Wassertiefen nach Berücksichtigung der Reflexion an der Wasseroberfläche berechnet werden. Die Ergebnisse der Absolutmessungen wurden mir freundlicherweise von Herrn Dr. F. SAUBERER, Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik in Wien, zur Verfügung gestellt. Die Angaben gelten für den Bereich des optischen Schwerpunktes für $\lambda = 0,005 \mu$ und werden in $\text{mcal/cm}^2 \text{ min}$ angegeben. Diese Absolutmessungen sind nicht gleichzeitig mit den Relativmessungen durchgeführt worden und erheben daher keinen Anspruch auf besondere Genauigkeit. Da im Zusammenhang mit der Vertikalverteilung die absolute Energieverteilung an Tagen gleicher Witterung, zu verschiedener Jahreszeit (Juni/Oktobre) bzw. an Tagen extrem verschiedener Witterung (wolkenlos/bedeckt) interessiert, treten die geringen, dadurch bedingten Fehler gegenüber den großen realen Unterschieden nicht in Erscheinung.

3. Die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse

Dem Tagesgang der Beleuchtungsstärke kommt im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalwanderung besondere Bedeutung zu. Das Ziel dieser Untersuchungen ist, die Wirkung der zeitlichen Änderungen des für die Planktonorganismen sichtbaren Lichtes auf deren Verhalten zu beschreiben. Ein ideales Meßgerät wäre dann gegeben, wenn mit Hilfe bestimmter Korrektionsfilter die relative Empfindlichkeit des Empfangsgerätes jener der zu untersuchenden Planktonart angepaßt werden könnte und darüber hinaus eine stets konstant bleibende Empfindlichkeit, einwandfreie Absolutmessungen etwa in $\text{cal/cm}^2 \text{ min}$ zulassen würde. Der Stand der heutigen Meßtechnik bei Freilanduntersuchungen erfordert eine Näherungslösung, durch welche vor allem drei Forderungen erfüllt werden müssen:

- a) der Tagesgang der Beleuchtungsstärke ist in absoluten Einheiten zu messen, um damit eine genaue Vergleichbarkeit unter den verschiedensten Witterungsverhältnissen zu ermöglichen;
- b) die Angaben für die einzelnen Wassertiefen müssen ebenfalls vergleichbar sein;
- c) das auf Grund dieser Forderungen zu verwendende Filter muß in Verbindung mit dem Photoelement einen Empfindlichkeitsbereich erfassen, der mit jenem der Planktoncrustaceen weitgehend übereinstimmt.

a) Apparatur

Die Absolutmessungen wurden durch eine fortlaufende Registrierung über der Wasseroberfläche mit Hilfe eines (wiederholt geeichten!) Schwarzweißflächenpyranometers in Verbindung mit dem Drehspulmeßgerät eines Punktschreibers durchgeführt. Aus den Angaben der registrierten Gesamtstrahlung in $\text{cal/cm}^2 \text{ min}$ läßt sich aus der Beziehung $1 \text{ cal/cm}^2 \text{ min} = 84 \text{ Klx}^1)$ eine Umrechnung in Beleuchtungsstärke vornehmen. Entsprechende Absolutmessungen unter Wasser waren unter den gegebenen Umständen nicht möglich, so daß ich mich auch in diesem Falle auf Relativmessungen beschränken mußte. Das Filter VG 9 entspricht aus folgenden Gründen am besten den oben erwähnten Forderungen (b und c):

- a) die Meßfehler auf Grund der optischen Schwerpunktverschiebung sind im VG-9-Bereich auch in größeren Tiefen auf ein Minimum herabgesetzt (SAUBERER und ECKEL 1938);
- b) die Durchlässigkeit des Lunzer Untersees ist in diesem Bereich am größten, so daß auch bei sehr trübem Wetter noch bis in größere Tiefen eine Messung durchgeführt werden konnte;
- c) der Empfindlichkeitsbereich von Filter und Photoelement erstreckt sich über einen verhältnismäßig großen Abschnitt des für die Planktonorganismen sichtbaren Lichtes.

b) Auswertung

Durch die Wahl der erwähnten Meßgeräte wird die Vergleichbarkeit der Beleuchtungsstärke für alle Witterungsverhältnisse über der Wasseroberfläche in Lux gewährleistet. Ebenso gestatten die Relativmessungen mit dem VG-9-Filter eine exakte Vergleichbarkeit der einzelnen Meßwerte unter der Wasseroberfläche, da in dem vorliegenden Empfindlichkeitsbereich praktisch keine Fehler durch die selektive Filterwirkung des Wassers auftreten können. Die Angaben der Luxwerte für die einzelnen Wassertiefen erfolgten auf Grund der Meßergebnisse über der Wasseroberfläche und der Relativmessungen unter der Wasseroberfläche. Hierzu muß bemerkt werden, daß die Luxangaben unterhalb der Wasseroberfläche nur annähernd Gültigkeit besitzen, da der Empfindlichkeitsbereich des Photoelementes in Verbindung mit dem VG-9-Filter nicht jenem Bereich entspricht, der für eine exakte Luxmessung erforderlich wäre. Im Zusammenhang mit Planktonuntersuchungen vorliegender Art kommt es jedoch weniger auf die im Sinne der Definition exakten Angaben in Lux an, als vielmehr auf die Vergleichbarkeit der Messungen, die außerdem ein Bild von den Größenverhältnissen der absoluten Beleuchtungsstärke unter verschiedenen Witterungsbedingungen vermitteln sollen. Diese Forderungen sind realisiert, so daß mir die Methode trotz der erwähnten Einschränkungen gerechtfertigt erscheint.

Eine einmal am Tage vorgenommene Relativmessung kann für die Berechnung der Absolutwerte nur dann auch zu anderen Tageszeiten herangezogen werden, wenn durch Nebel oder Wolken das diffuse Tageslicht allein zur Wirkung kommt. Bei direkter Sonnenstrahlung ist die Relativmessung von der Sonnenhöhe insofern abhängig, als die mittlere Weglänge (WHITNEY 1938) der in das Wasser eingedrungenen Strahlung mit abnehmender Sonnenhöhe wächst. Dadurch nimmt die Extinktion in der Meterschicht scheinbar zu. Diesen Gegebenheiten wird Rechnung getragen, indem die zu einer bestimmten Tageszeit durchgeführte Relativmessung für die anderen Tageszeiten entsprechend umgerechnet wird. Es ergibt sich bei direkter Sonnenstrahlung darüber hinaus die Notwendigkeit, die ebenfalls von der Sonnenhöhe abhängige Reflexion an der Wasseroberfläche zu berücksichtigen.

Die wesentlichen Punkte für die Messung und Auswertung seien hier zusammenfassend behandelt.

¹⁾ Schriftliche Mitteilung von Herrn Dr. SAUBERER.

Meßmethode:

- a) Registrierung der Gesamtstrahlung mit dem Pyranometer;
- b) Relativmessung mit dem Filter VG 9.

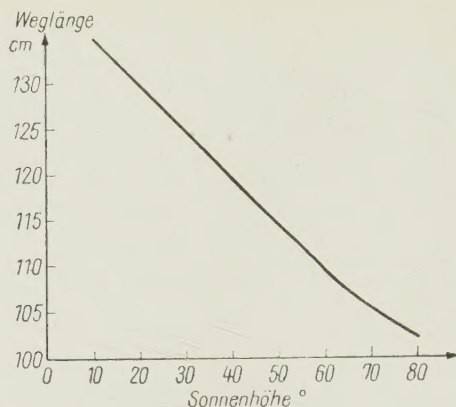


Abb. 1. Abhängigkeit der mittleren Weglänge von der Sonnenhöhe.

Auswertung:

- a) Berechnung der Beleuchtungsstärke (Lux) aus der Registrierung der Gesamtstrahlung ($\text{cal/cm}^2\text{min}$) über der Wasseroberfläche.
- b) Bestimmung der Extinktionskoeffizienten für die einzelnen Metertiefen auf Grund der durchgeführten Relativmessung. (Zwischen dem gemessenen Transmissionskoeffizienten I_k = Durchlässigkeit pro Meter und dem Extinktionskoeffizienten a besteht die Beziehung $T_k = 100 \cdot e^a$, wenn T_k in Prozent ausgedrückt wird [vgl. SAUBERER-RUTTNER 1941].)
- c) Berechnung der scheinbaren Extinktionszunahme bzw. -abnahme in den einzelnen Metertiefen für alle erwünschten Tageszeiten auf Grund der Änderungen der mittleren Weglänge der eingedrungenen Strahlung. Die mittlere Weglänge in Abhängigkeit von der Sonnenhöhe wurde graphisch nach Tabellen von WHITNEY (1938) ermittelt.
- d) Berechnung der relativen Durchlässigkeit pro Metertiefe für alle erwünschten Tageszeiten.
- e) Graphische Bestimmung des Reflexionsverlustes der in das Wasser eindringenden Strahlung (DIRMHIRN 1953).
- f) Berechnung der Absolutwerte für die einzelnen Metertiefen auf Grund der relativen Durchlässigkeit des Wassers.
- g) Bei bedecktem Himmel wird eine Reflexion von 4% und die mittlere Weglänge von 1,40 m bei der Auswertung berücksichtigt (SAUBERER-RUTTNER 1941).

Zur Erläuterung sei an dem vereinfachten¹⁾ Beispiel eines wolkenlosen Junitages (15. Juni) eine Auswertung der Messungen durchgeführt, wobei folgende Aufgaben zu lösen sind:

- a) Bestimmung der relativen Transmission zu verschiedenen Tageszeiten mit Hilfe einer einzigen zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführten Relativmessung.
- β) Bestimmung des Tagesverlaufes in Kilolux für die 5-m-Wassertiefe.

¹⁾ Ohne Berücksichtigung zeitlicher und örtlicher Besonderheiten zur Charakterisierung des typischen Tagesganges der Beleuchtungsstärke.

- a) Auf Grund der Pyranometerregistrierung ergibt sich durch Umrechnung der Meßwerte ($\text{cal/cm}^2 \text{ min}$) in Klx (vgl. S. 387) der Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche.

Tabelle 2

Zeit	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Klx	11,0	30,0	54,0	72,5	90,5	105,5	113,5	116,6	113,5	105,5	90,5	72,5	54,0	30,0	11,0

- b) Für die zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführte Relativmessung und für alle übrigen Tageszeiten wird zunächst die mittlere Weglänge der eingedrungenen Strahlung ermittelt. Die hierzu erforderliche Kenntnis der Sonnenhöhe in Abhängigkeit der mittleren Ortszeit ergibt sich aus der nach ECKEL (1948) gekürzt wiedergegebenen Tabelle 3.

Tabelle 3. Sonnenhöhen ($p_{\odot}$) für den 15. Juni nach Tagesstunden mittlerer Ortszeit. (Streng gültig für den 48. Breitengrad)

Zeit	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
$p_{\odot}$	7,8	17,1	27,1	37,1	46,9	55,9	62,8	65,3	62,8	55,9	46,9	37,1	27,1	17,1	7,8

Die Zusammenstellung der auf diese Weise ermittelten Daten ergibt:

Tabelle 4

Zeit	12	14/16	16/8	18/6
Sonnenhöhe	65,3	55,9	37,1	17,1
Mittlere Weglänge/m	1,075	1,115	1,215	1,315

- c) Die zur Zeit des Sonnenhöchststandes durchgeführte Relativmessung ist nun für die übrigen Tageszeiten entsprechend der scheinbaren Änderung der mittleren Weglänge umzurechnen. Der Rechnungsvorgang ist folgender:

Aus der Relativmessung bestimmt man die Transmission für jede Metertiefe (an Stelle der Einzelwerte kann auch der mittlere Transmissionswert für alle Tiefen verwendet werden) und ermittelt aus dem Nomogramm nach SAUBERER-RUTTNER (1941, S. 49) die entsprechenden Extinktionskoeffizienten. Entsprechend der gewünschten Tageszeit sind die Werte der Extinktionskoeffizienten mit einem Faktor zu multiplizieren, der sich aus dem Verhältnis der mittleren Weglänge zur Zeit der Messung (a) und der mittleren Weglänge zu der gewünschten Zeit (b) ergibt. Für die verschiedenen Tageszeiten erhält man folgende Faktoren:

Tabelle 5

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
a/b	1,080	1,115	1,215	1,315
	1,080	1,080	1,080	1,080
Faktor	1	1,032	1,125	1,217

Nach Multiplikation des aus der Messung ermittelten Extinktionskoeffizienten (ϵ) mit den entsprechenden Faktoren ergeben sich aus dem genannten Nomogramm die dazugehörigen Transmissionswerte ($T\%$).

Werden die für die einzelnen Metertiefen ermittelten Transmissionswerte auf den Oberflächenwert (100%) bezogen, so erhält man den relativen Strahlungsabfall ($S\%$) für die entsprechenden Tageszeiten, womit die erste Aufgabe (a) gelöst ist. Die bisher berechneten Daten sind in Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6

Meßdaten				Berechnete Daten											
12 Uhr				14/10 Uhr				16/8 Uhr				18/6 Uhr			
Tiefe/ m	S%	T%	ϵ	ϵ	T%	S%	Tiefe/ m	ϵ	T%	S%	Tiefe/ m	ϵ	T%	S%	Tiefe/ m
0	100					100	0			100	0			100	0
		70	0,36	0,37	69			0,40	67			0,44	65		
1	70					69	1			67	1			65	1
		80	0,23	0,24	79			0,26	77			0,28	75		
2	56					54	2			52	2			49	2
		85	0,16	0,16	85			0,18	83			0,19	83		
3	47					46	3			43	3			41	3
		84	0,17	0,17	84			0,19	83			0,20	82		
4	40					39	4			36	4			34	4
		88	0,13	0,13	88			0,15	86			0,16	85		
5	35					34	5			31	5			29	5

d) Der Anschluß der Absolutwerte über der Wasseroberfläche an die Messungen unter dem Wasserspiegel erfolgt nach Abzug des Reflexionsverlustes. Der auf diese Weise ermittelte Wert wird Oberflächenwert genannt. Die Abhängigkeit des Reflexionsverlustes von der Sonnenhöhe ergibt sich aus Abb. 2 (nach DIRMHORN 1953).

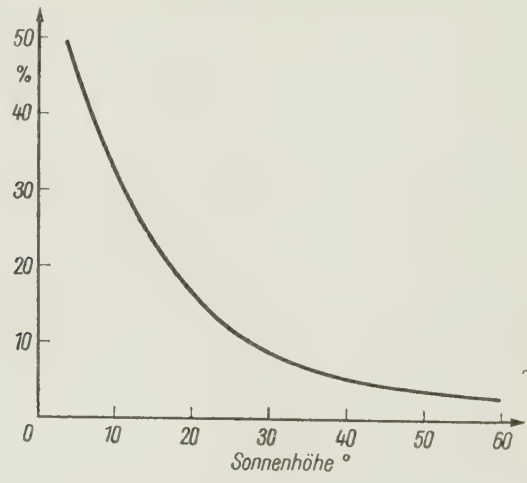


Abb. 2. Abhängigkeit der Reflexion an der Wasseroberfläche von der Sonnenhöhe.

Tabelle 7 (vgl. Tabelle 2)

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
Reflexions- verlust/%	3	3	6,3	19,5
Oberflächenwert Klx	113,0	102,3	67,9	24,1

Damit sind die Voraussetzungen für die Berechnung der Luxwerte mit Hilfe der relativen Transmission für die 5-m-Wassertiefe erfüllt.

Es ergibt sich (Lösung der zweiten Aufgabe (β) vgl. S. 388):

Tabelle 8

Zeit	12	14/10	16/8	18/6
Rel. Anteil der eingedrungenen Strahlung in 5 m	35%	34%	31%	29%
Klx in 5 m	39,5	34,6	21,0	5,6

Im Anschluß an die Behandlung dieser Aufgaben interessiert in bestimmten Fällen (vgl. Kap. VI) auch der Verlauf der absoluten und der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke innerhalb eines bestimmten Zeitabschnittes.

Die absolute Änderung der Beleuchtungsstärke entspricht mathematisch dem Differenzenquotienten $\frac{\Delta i}{\Delta t}$. Die relative Änderung der Beleuchtungsstärke ist gleich der prozentuellen Änderung der Beleuchtungsstärke gegenüber dem mittleren Wert in dem betreffenden Zeitabschnitt, der in allen Fällen auf 15 Minuten festgesetzt wurde:

$$\frac{(i_n - i_{n-1}) \cdot 100}{I} = \Delta i / 15\%$$

$$I \text{ (Mittelwert)} = \frac{i_n + i_{n-1}}{2}$$

i_n : Beleuchtungsstärke am Ende des n -ten Zeitintervalls

i_{n-1} : Beleuchtungsstärke am Anfang des n -ten Zeitintervalls.

Die Berechnung der absoluten und der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke sei am Beispiel des Tagesverlaufes vom 15. Juni für einige Zeitabschnitte durchgeführt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 9 zusammengestellt.

Tabelle 9

Zeitintervall (Tageszeit)	$i_n - i_{n-1}$ (klx)	$i / 15$ (klx)	I (klx)	$\Delta i / 15\%$
4.30—4.15	5,0—2,5	2,5	3,7	67
5.30—5.15	19,5—15,0	4,5	17,2	26
6.30—6.15	41,0—35,5	5,5	38,2	44
7.30—7.15	62,5—57,5	5,0	60,0	8
8.30—8.15	81,5—77,5	4,5	79,2	6
9.30—9.15	98,5—95,0	3,5	96,7	4
10.30—10.15	111,0—108,5	2,5	109,7	2
11.45—11.30	116,6—116,6	0,0	116,6	0

In Abb. 3 ist der Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche und in 5 m Wassertiefe dargestellt. Außerdem wird der Verlauf der absoluten (3b) und der relativen (3c) Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 Minuten angegeben.

B. Quantitative Planktonfänge

Für quantitative Planktonfänge sind bis heute zahlreiche Geräte zur Verwendung gekommen, ohne daß man einer bestimmten Methode den uneingeschränkten Vorzug zubilligen könnte. Erst in jüngerer Zeit ist vom Methodenkomitee der IVL eine kritische Prüfung der Methoden der quantitativen Planktonforschung angeregt worden, die zur Zeit durchgeführt wird (ELSTER 1958). Aus diesem Grunde erscheint es mir notwendig, meine Fangmethode und die ihr

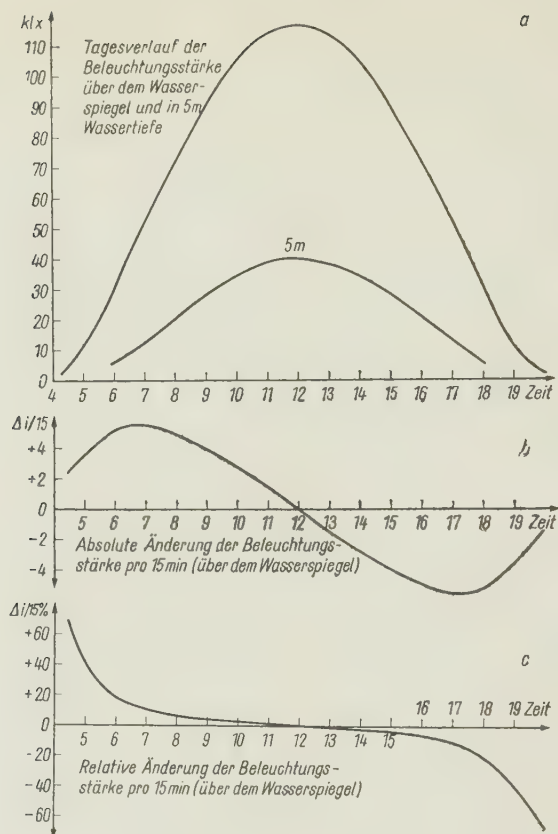


Abb. 3. Auswertungsbeispiel.

zugrunde liegenden Gedankengänge an dieser Stelle ausführlicher zu behandeln, zumal im Zusammenhang mit speziellen Fragen eine besondere Fangtechnik angewendet wurde.

Es ist das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, die Ergebnisse der Planktonfänge weitgehend unter dem Aspekt der Lichteinwirkung zu betrachten. Soweit es sich um Zooplankton handelt, das an einer tagesrhythmischen, vertikalen Wanderung teilnimmt, besteht kein Zweifel an der hervorragenden Bedeutung des Lichtfaktors für dieses Phänomen. Es gibt aber auch andere Faktoren, welche die Planktonverteilung beeinflussen können. Diese im einzelnen noch zu besprechenden Faktoren sind an verschiedenen Stellen eines Sees durchaus nicht immer gleich, und es ist daher auch nicht zu erwarten, daß die Vertikalverteilung an allen Punkten eines Sees annähernd dieselbe ist.

Aus diesem Grund kann es nicht Aufgabe derartiger Untersuchungen sein, durch Fänge von verschiedenen Fangstationen aus, ein repräsentatives Bild der vertikalen Verteilung des Planktons für den ganzen See zu ermitteln. Klarere Ergebnisse sind bei der Beschränkung der Untersuchungen auf ein bestimmtes Areal innerhalb eines Sees zu erwarten, weil hier reelle Unterschiede in der Vertikalverteilung, die auf örtlich verschiedene Milieufaktoren zurückzuführen sind, kaum

mehr in Betracht kommen. Der Wahl eines bestimmten Areals kommt auch insofern besondere Bedeutung zu, als der Verlauf der Beleuchtungsstärke über einem See an verschiedenen Stellen sehr unterschiedlich sein kann. Auch die optischen Eigenschaften eines Gewässers sind keinesfalls überall dieselben (z. B. MAHRINGER 1958).

Es seien nun jene Faktoren besprochen, die innerhalb eines Areals wirksam werden können und daher bei der Beurteilung der Vertikalverteilung im Zusammenhang mit dem Lichtfaktor zu falschen Resultaten führen können.

1. Faktoren, welche die Vertikalwanderung und die Vertikalverteilung durch unmittelbare Einwirkung auf die Organismen unter Umständen beeinflussen können.

a) Temperatur:

Bisher zahlreiche, aber sehr uneinheitliche Beobachtungen, die keine Verallgemeinerung zulassen (z. B. WORTHINGTON 1931 und KIKUCHI 1930).

b) Chemismus:

In erster Linie ist an die Rolle des Sauerstoff- und Kohlendioxydgehalts zu denken. Vor allem experimentelle Beobachtungen (z. B. UBRIG 1952).

c) Phytoplanktonverteilung (SMITH, E. F., und BAYLOR, E. R. 1953).

2. Faktoren, welche zu einer passiven Verlagerung des Planktons führen.

a) Verlagerung der Isothermen, Temperaturwellen (DEMOLL 1922, ELSTER 1958).

b) Strömungen (RAGOTZKIE und BRYSON 1953).

Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf ein begrenztes Areal innerhalb eines Gewässers bleiben von den örtlichen Milieuunterschieden im wesentlichen solche in vertikaler Richtung. Das besondere Interesse gilt daher etwaigen Unterschieden, die sich im Laufe der mehrere Monate dauernden Untersuchungen einstellen könnten. Derartige Unterschiede vermögen unter Umständen die Vergleichbarkeit verschiedener Vertikalverteilungen unter dem Aspekt der Lichteinwirkung mehr oder weniger zu beeinträchtigen. Die Rolle etwaiger Temperatureinflüsse läßt sich durch Temperaturmessungen, die stets gleichzeitig mit den Planktonfängen durchgeführt wurden, feststellen. Chemismus und Phytoplanktonverteilung spielen nur bei deutlicher Zonierung innerhalb der Wasserschicht eine merkbare Rolle. Dies ist in beiden der untersuchten Seen nicht der Fall. Außerdem unterliegen beide Faktoren zeitlich keinen bedeutenden Schwankungen während der Untersuchungsdauer. Eine Ausnahme betrifft den Sauerstoffgehalt in den Tiefenschichten des Lunzer Obersees (vgl. S. 418).

Eine Verlagerung der Isothermen läßt sich durch fortgesetzte Temperaturmessungen oder Registrierungen in einfacher Weise verfolgen. Aus dem Lunzer Untersee wurden Seiches mit einer Amplitude von 1 m und einer Schwingungsdauer von 4 Stunden beschrieben (EXNER 1928, zitiert nach RUTTNER 1952), so daß auf derartige Störungen zu achten war. Es kann aber schon an dieser Stelle vorweggenommen werden, daß während der speziellen Untersuchungen innerhalb der entsprechenden Schichten keine Störungen dieser Art festgestellt werden konnten, was dem ausgesprochen ruhigen Witterungscharakter während dieses Zeitabschnittes zuzuschreiben ist.

Eine genaue Kontrolle der geringen, nichtrhythmischen Wasserbewegungen, der eigentlichen Strömungen, die durch Temperaturunterschiede (Konvektionsströmungen), leichte Windeinwirkung usw. zustande kommen, war nicht möglich.

Durch die Eigenbeweglichkeit des Zooplanktons werden jedoch Störungen dieser Art kaum in Erscheinung treten. Lediglich bei Hochwasser, stärkerer Wind- einwirkung, starken Regenfällen usw. werden Strömungen schließlich an Bedeutung gewinnen, so daß man Fehler nur vermeiden kann, wenn die Untersuchungen grundsätzlich auf sehr ruhige Witterungsabschnitte beschränkt werden.

1. Apparatur und Fangmethodik

Das Fanggerät entspricht in Aufbau und Arbeitsweise prinzipiell dem bekannten Lunzer Wasserschöpfer nach RUTTNER, so daß sich eine genauere Beschreibung erübrigt. Es sei lediglich auf einige Besonderheiten hingewiesen, durch welche sich das Gerät von den älteren Modellen unterscheidet (Abb. 4):

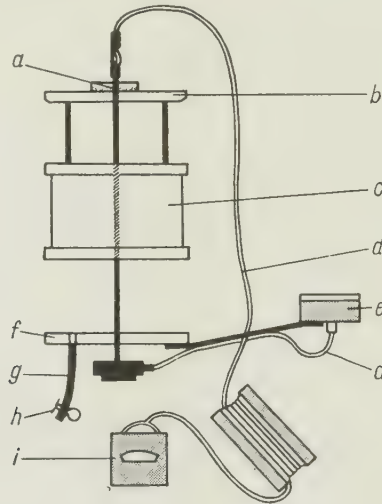


Abb. 4. Schematisierte Darstellung des verwendeten Planktonschöpfers. Mit Ausnahme der schraffierten Teile ist das Gerät aus klarem Plexiglas gearbeitet.
a Auslösemechanismus zum Schließen des Gerätes (erfolgt durch Zug am elektrischen Kabel);
b Deckel des Fanggerätes; *c* Rohrteil des Fanggerätes; *d* elektrisches Kabel; *e* Kapsel für das Photoelement; *f* Boden des Fanggerätes; *g* Schlauch zum Entleeren des Schöpfers; *h* Schlauch- klemme; *i* μ -Ampèremeter.

1. Das Fassungsvermögen beträgt 4 l. Der Abstand von Boden- und Deckplatte gegenüber dem Mittelteil beträgt bei geöffnetem Schöpfer 11,5 cm bzw. 9,5 cm.
2. Um eine Schattenwirkung des Gerätes zu vermeiden, wodurch eine unter Umständen erfolgreiche Fluchtreaktion der schnellschwimmenden Plankter hervorgerufen werden könnte, war das Gerät in der Hauptsache aus Plexiglas gearbeitet.
3. An der Bodenplatte konnte mit Hilfe eines Trägers ein Photoelement befestigt werden. Das aus der wasserdichten Kapsel des Photoelementes führende Kabel wurde in ein kleines, ebenfalls wasserdichtes Messinggehäuse unterhalb der Bodenplatte geleitet. Es konnte dort an das lange Kabel angeschlossen werden, das durch die aus Messing gearbeitete Mittelachse des Schöpfers lief. An diesem Kabel, das zu dem im Boot befindlichen Meßgerät führte, war der Schöpfer mehrfach befestigt und konnte in die gewünschte Tiefe versenkt werden. Im Mittelteil des Schöpfers war ein Thermometer angebracht.

Die früher häufig angenommene gleichmäßige Horizontalverteilung des Planktons trifft nicht immer zu (z. B. TONOLLI 1958). Großräumige Unterschiede, wie sie z. B. ELSTER (1958) auf Grund früherer Untersuchungen vom Bodensee be-

schreibt, werden durch die Beschränkung der Fänge auf ein begrenztes Areal nicht in die Fangergebnisse eingehen. Es bleiben die Unterschiede auf engerem Raum, wie sie vor allem durch hydrographische Faktoren: lokal begrenzte Strömungsdifferenzen, Staueffekte usw. (RAGOTZKIE und BRYSON 1953), aber auch auf biologische Faktoren zurückzuführen sind (ELSTER 1958, TONOLLI 1958, SIEBECK 1960). Durch sie kann es zu Zufallsergebnissen kommen, insbesondere dann, wenn die Fänge an einer bestimmten Stelle durchgeführt werden. Aus diesem Grunde sind alle Planktonfänge vom treibenden Boot aus vorgenommen worden.

Nach zahlreichen Versuchen im Verlauf des ersten Jahres meiner Untersuchungen kam ich zu verhältnismäßig einheitlichen Ergebnissen (d. h. keine störenden Differenzen der Gesamtfangzahl innerhalb der untersuchten Wassersäule), wenn die Fänge mindestens achtmal pro Meterniefe wiederholt wurden. Das in einzelnen Tuben gesammelte und aus gleicher Tiefe erbeutete Plankton konnte bereits im Boot auf grobe Unterschiede in der Gesamtmenge kontrolliert werden. Bei auffallenden Unterschieden konnten gegebenenfalls weitere Proben entnommen werden. Der Abstand der einzelnen Stufenfänge betrug stets 1 m. Das im Boot filtrierte Plankton je zweier Schöpfproben (2×4 l) aus gleicher Tiefe wurde zusammengelegt und in Formol fixiert. Der Fang wurde unter dem Mikroskop vollständig ausgezählt und wird im folgenden als Stichprobe bezeichnet.

2. Auswertung

Die Interpretation der Fangergebnisse erfolgt nach der Darstellung des vertikalen Verteilungsbildes und der Fangzahlen. Die Wanderungen des Planktons führen in beiden Seen zu einem deutlichen, tagesperiodischen Massenwechsel, so daß prinzipielle Informationen einfach zu gewinnen sind. Schwieriger wird es, wenn geringere Unterschiede der Planktonverteilung zu beurteilen sind, wie sie unter bestimmten Bedingungen zustande kommen können. In diesem Fall muß zunächst statistisch geprüft werden, welche der festgestellten Unterschiede grundsätzlich für die weitere Interpretation verwendbar sind. Aus den ungefähr konstanten Variationskoeffizienten und der Darstellung im Wahrscheinlichkeitsnetz der Normalverteilung mit logarithmischer Abszissenteilung ergab sich, daß die Fangzahlen (x) der einzelnen Stichproben aus gleicher Tiefe logarithmisch verteilt sind. Nach logarithmischer Transformation der Originalwerte ($y = 100 \log [x + 1]$) waren die Voraussetzungen für die Anwendung der Varianzanalyse praktisch erfüllt (WETTE, schriftliche Mitteilung).

III. DAS OPTISCHE MILIEU DER UNTERSUCHTEN GEWÄSSER

Die Untersuchungen wurden im Lunzer Unter- und Obersee durchgeführt. Über die physikalischen und chemischen Eigenschaften beider Gewässer informieren die Arbeiten von RUTNER (1929/30) und MÜLLER (1938). Einige wesentliche morphometrische Unterschiede sind aus der Arbeit von GÖTZINGER (1912) in Tabelle 10 zusammengestellt. Weitere Einzelheiten vermitteln die beiden Übersichtskarten (Abb. 5 und 6), in welche das Fangareal ebenfalls eingezeichnet wurde.

Tabelle 10

	Lunzer Untersee	Lunzer Obersee
Seehöhe	608 m	1 113 m
Areal	678 690 m ²	78 574 m ²
Volumen	13 585 410 m ³	342 212 m ³

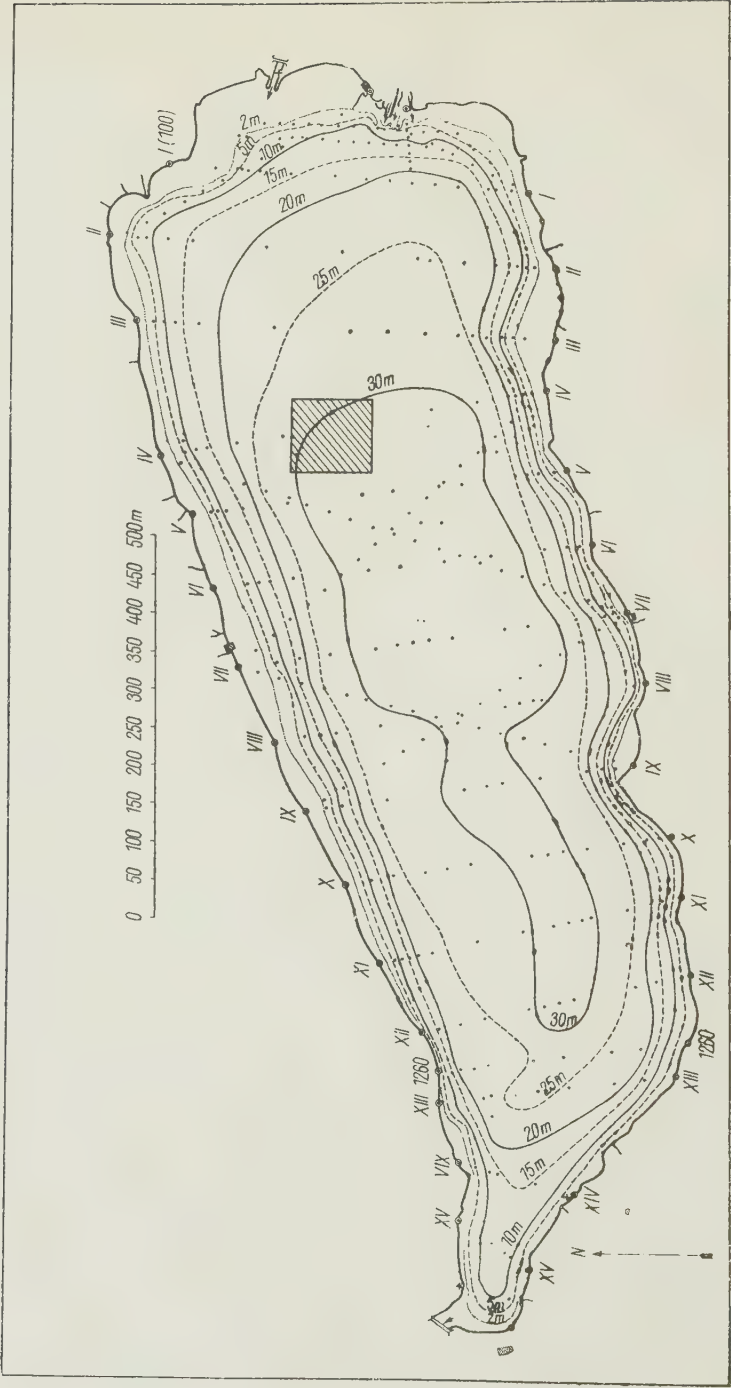


Abb. 5. Karte des Lunzer Untersees nach Dr. GUSTAV GÖTZINGER, vereinfacht. Fangareal schraffiert.



Abb. 6. Karte des Lunzer Obersees nach Dr. GUSTAV GÖTZINGER, vereinfacht. Fangareal schraffiert.

Im Zusammenhang mit meinen Untersuchungen beschränke ich mich auf die Beschreibung des optischen Milieus.

Im vorhergehenden Abschnitt waren jene Faktoren erwähnt worden, die unter Umständen geeignet sind, die Betrachtung der Vertikalverteilung und deren Veränderungen unter dem Aspekt der Lichteinwirkung mehr oder weniger zu stören. Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf ein begrenztes Areal und ruhige Witterungsabschnitte ist die Möglichkeit gegeben, die behandelten, störenden Einflüsse weitgehend auszuschalten. Die verbleibenden Störungen werden jedoch gegenüber dem Lichtfaktor, dem wir im Zusammenhang mit der Vertikalwanderung keine modifizierende, sondern die induzierende Wirkung zuschreiben, in den Hintergrund gedrängt. Dadurch können die Untersuchungsergebnisse in direktem Zusammenhang mit den Beleuchtungsverhältnissen betrachtet und diskutiert werden. Drei Gründe rechtfertigen diese Behauptung:

1. Das Licht unterliegt im Laufe eines Tages den größten zeitlichen Änderungen gegenüber allen anderen im Wasser wirkenden Faktoren.

2. Das Licht ist jener Faktor, der auf seinem Wege durch das Wasser in vertikaler Richtung auf engem Raum die größten Unterschiede aufweist.
3. Das Zooplankton zeigt gegenüber dem Lichtfaktor eine hohe Empfindlichkeit.

Die zeitlichen Änderungen des Lichtes werden in einem späteren Kapitel behandelt. Hier interessieren die charakteristischen Kennzeichen des Strahlungsklimas im Wasser.

In Tabelle 11 sind die Werte der relativen, spektralen Transmission für beide Lunzer Seen zusammengestellt. Der aus diesen Angaben resultierende Kurvenverlauf ist in Abb. 7 dargestellt.

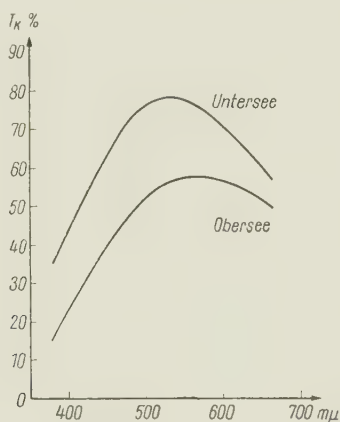


Abb. 7. Relative Transmission im Lunzer Unter- und Obersee.

Tabelle 11

Opt. Schwerpunkt des Meßbereiches	Relative Transmission T_k %	
	Untersee	Obersee
375 mμ	35	15
445 mμ	62	38
529 mμ	78	57
587 mμ	73	58
654 mμ	58	51

Daraus ergeben sich als charakteristische Unterschiede einmal die in allen Spektralbereichen höhere Transmission im Lunzer Untersee und darüber hinaus ein bemerkenswerter Unterschied in der Lage der Transmissionsmaxima. Das Maximum des Untersees befindet sich im Bereich der grünen Strahlung, zwischen 500 bis 550 mμ, das Maximum des Obersees im Bereich der orangen Strahlung, zwischen 550 bis 600 mμ.

Die wesentlichen Unterschiede beider Seen fallen somit in einen Spektralbereich, der im Zusammenhang mit der Lage der Planktonmaxima besonders interessant ist (vgl. ULLYOTT 1938, SCHRÖDER 1959).

Nun entspricht die relative Transmissionskurve nicht der tatsächlich vorhandenen, absoluten Strahlungsverteilung, welche bekanntlich aus dem Zusammenwirken der absoluten Spektralverteilung über der Wasseroberfläche und der selektiven Filterwirkung des Wassers entsteht. Der daraus resultierende

Kurvenverlauf gibt erst die wirklichen Strahlungsverhältnisse wieder, welche jedoch nur in den obersten Wasserschichten gegenüber der relativen Transmissionskurve erheblich abweichen. Mit zunehmender Wassertiefe nähern sich beide Kurven in zunehmendem Maße (vgl. SAUBERER 1939).

In Abb. 8 ist die absolute Spektralverteilung für die 2-m-Wassertiefe dargestellt. Der Berechnung wurden die relativen Transmissionswerte (vgl. Abb. 7) und die absolute Spektralverteilung vom 15. Juni (über dem Untersee) nach Abzug des Reflexionsverlustes und des Oberflächeneffektes (BERGER 1958, MAHRINGER 1958) zugrunde gelegt.

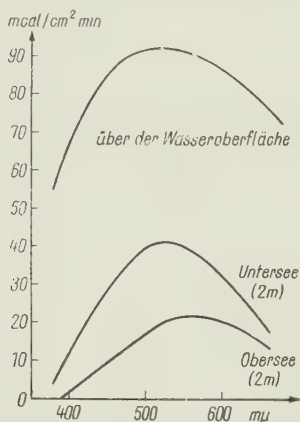


Abb. 8. Absolute Spektralverteilung am 15. Juni, 11 Uhr, über der Wasseroberfläche und in jeweils 2 m Wassertiefe.

Aus dem Vergleich der relativen und der absoluten Spektralverteilung geht hervor, daß die Unterschiede für unsere Betrachtungen nicht wesentlich sind, so daß das optische Milieu auch ohne Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse über der Wasseroberfläche angegeben werden kann.

IV. ALLGEMEINE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG

Die folgenden Untersuchungen hatten das Ziel, ein allgemeines Bild über den Ablauf der Vertikalwanderung zu gewinnen und darüber hinaus, die Schwerpunkte für weitere spezielle Untersuchungen festzulegen.

A. Untersuchungen im Lunzer Untersee

Die Planktonfänge wurden an fünf wolkenlosen Augusttagen (1., 5., 19., 28., 29. August) in 1-m-Abständen bis in eine Tiefe von 18 m vorgenommen. Jede der fünf Fangserien besteht aus vier Schöpfproben (16 l) pro Metertiefe. In der Darstellung ist jeweils der Mittelwert (bezogen auf 8 l) des Planktons aus allen (5 × 4) Schöpfproben (80 l) angegeben. Der Verlauf der Beleuchtungsstärke (Abb. 9) wurde für den 1. und 29. August angegeben. Die Werte der übrigen Tage liegen zwischen beiden Angaben.

Bei einer weiteren Untersuchung am 6. September 1958, einem ebenfalls wolkenlosen Tage, wurden die Planktonfänge auf die Wasseroberfläche beschränkt und

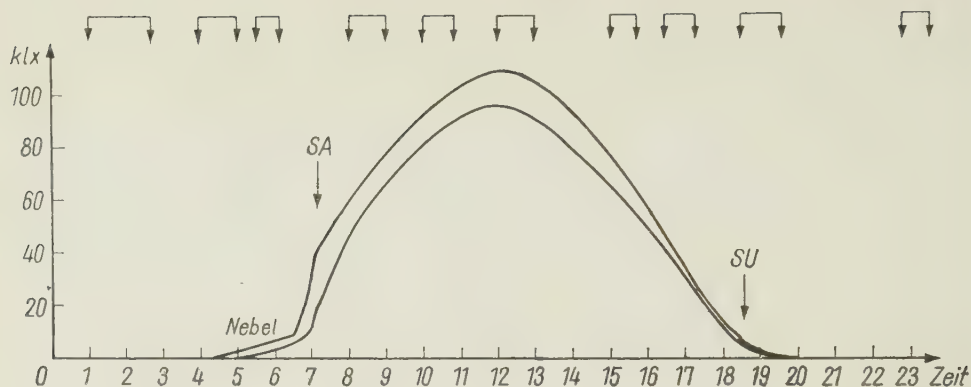


Abb. 9. Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche am 1. August und 29. August 1958. Dazwischen liegen die Werte für die übrigen, wolkenlosen Augusttage. Die verbundenen Pfeile geben die Zeiten an, innerhalb derer die Planktonfänge vorgenommen wurden. SA Sonnenaufgang, SU Sonnenuntergang.

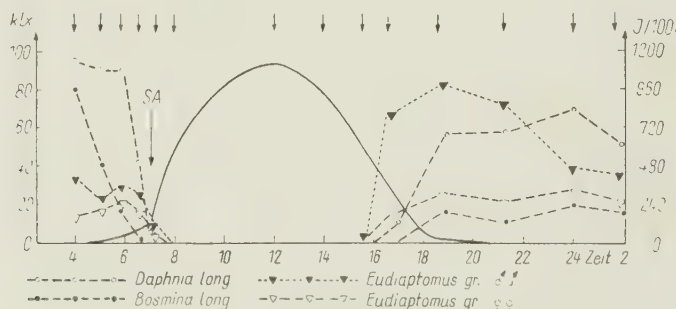


Abb. 10. Verlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche (Untersee) am 6. September 1958. Die Pfeile geben die Fangzeiten an. In der Darstellung sind außerdem die Individuenzahlen der Fänge an der Wasseroberfläche pro 100 l eingetragen. Zur Fangmethodik in diesem Falle vgl. S. 443.

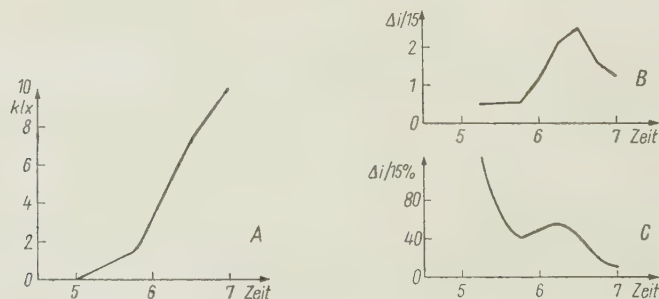


Abb. 11.

A Verlauf der Beleuchtungsstärke unmittelbar unter der Wasseroberfläche in den frühen Morgenstunden des 6. September 1958. Zu dieser Zeit lag eine dichte Nebeldecke unmittelbar über der Wasseroberfläche; B Verlauf der absoluten Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min; C Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min.

hier mit Hilfe eines gewöhnlichen Wassereimers (vgl. S. 443) zu den angegebenen Zeiten (Abb. 10) jeweils 100 l Wasser geschöpft und das Plankton vollständig ausgezählt. In der frühen Morgendämmerung waren die noch nicht registrierbaren Beleuchtungsstärken mit einem Photoelement in 5-Minuten-Abständen gemessen worden (Abb. 11).

Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 12 bis 19)

1. Allgemeine Feststellungen

- a) Die Zooplanktonverteilung ist über die gesamte untersuchte Wassersäule von 0 bis 18 m in keinem Falle gleichmäßig. Die oberen Schichten, bis in eine Tiefe von 10 bis 12 m, beherbergen zu jeder Tageszeit die Hauptmasse des Planktons. In größerer Tiefe (auch bis zum Seegrund, vgl. RUTTNER 1929/30) werden stets zahlreiche Plankter angetroffen, doch bleiben die Individuenzahlen pro Fang-einheit in der Regel hinter jenen der oberen Wasserschichten zurück.

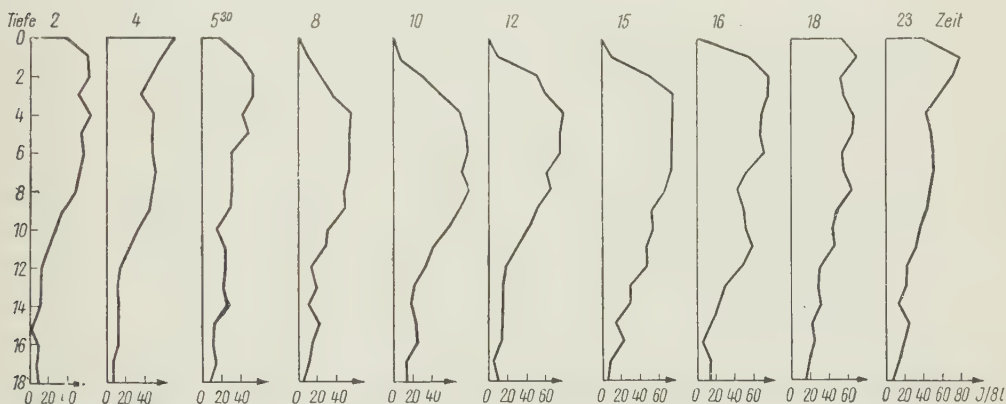


Abb. 12. *Daphnia longispina*.

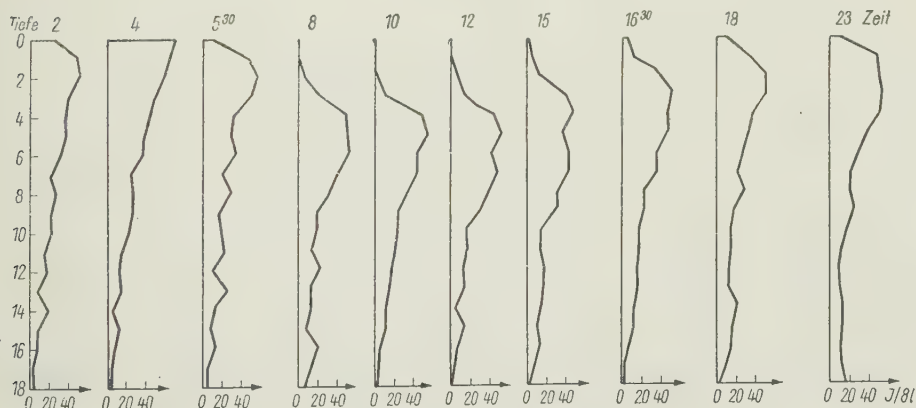
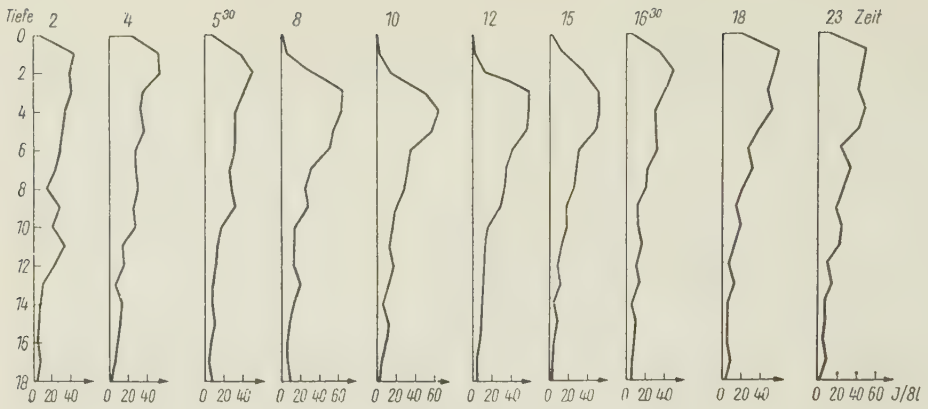
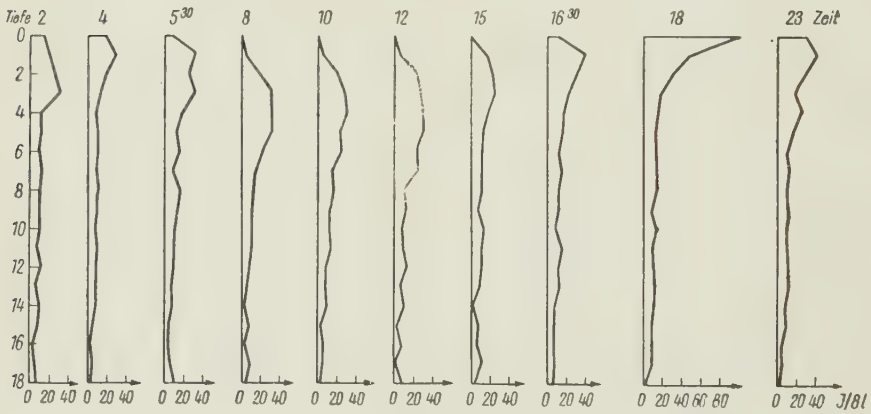
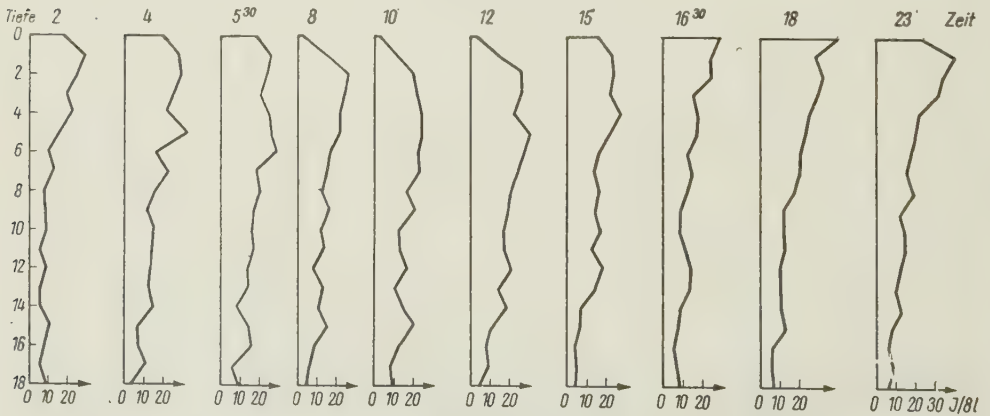


Abb. 13. *Bosmina longispina*.

Abb. 14. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.Abb. 15. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.Abb. 16. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes (es handelt sich um die noch nicht geschlechtsreifen Altersstadien).

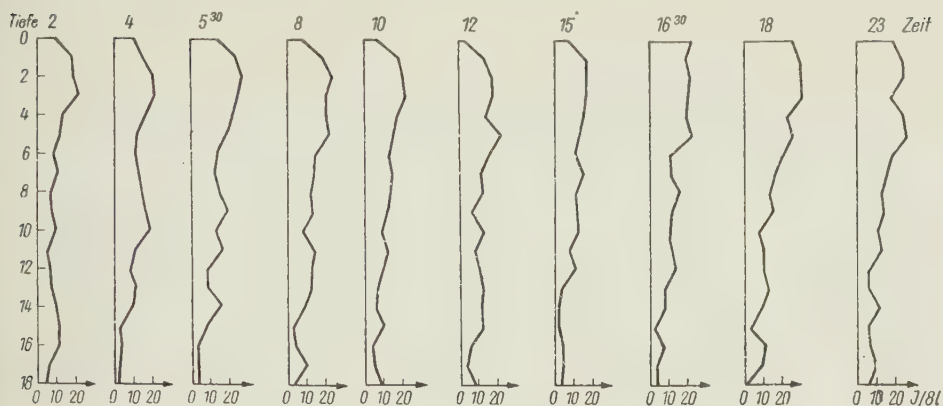


Abb. 17. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

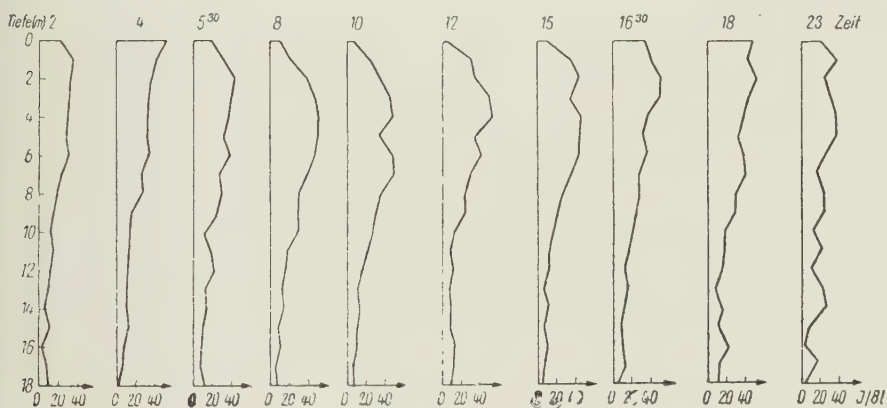


Abb. 18. *Cyclops tatricus* ♀♀.

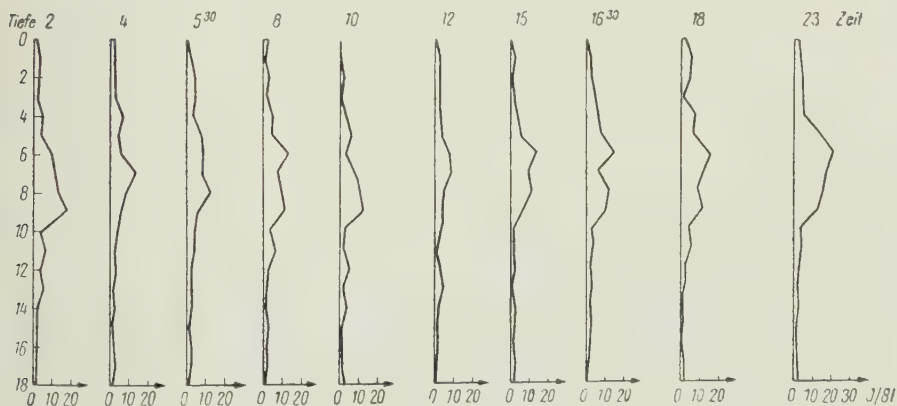


Abb. 19. *Cyclops tatricus* ♂♂.

- b) Die Verteilungsbilder zeigen im Laufe eines Tages beträchtliche vertikale Verschiebungen. Mit Zunahme der Tageshelligkeit findet eine Wanderung des Planktons in die Tiefe statt. Mit Abnahme der Tageshelligkeit werden die oberflächlichen Wasserschichten wieder stark bevölkert. Die tagesrhythmischen Unterschiede in der Vertikalverteilung werden innerhalb der ersten 5-m-Zone besonders deutlich.
- c) Die Abwärtswanderung beginnt vor Sonnenaufgang ($< 1 \text{ klx}$)¹.
- d) Die Abwärtswanderung ist vor Sonnenhöchststand beendet.
- e) Eine Aufwärtswanderung ist wenige Stunden nach Sonnenhöchststand feststellbar. Zwischen dem Ende der Abwärtswanderung und dem Beginn der Aufwärtswanderung befindet sich das vertikale Verteilungsbild in einer relativ stabilen Phase. Es ist dadurch charakterisiert, daß die Zunahme der Individuenzahlen mit fortschreitender Tiefe rascher zum Maximum erfolgt, als darüber hinaus die Abnahme der Individuenzahlen in größere Tiefe.
- f) Die am Mittag aufwärts wandernden Plankter erreichen die Wasseroberfläche bereits bei einer Beleuchtungsstärke (zahlreiche Tiere im Oberflächenfang bei etwa 20 bis 30 Klx), die erheblich über jener liegt, welche am frühen Morgen, zur Zeit der starken Abwärtswanderung, dort anzutreffen war (nur wenige Tiere im Oberflächenfang bei etwa 10 Klx).
- g) Die Individuenzahlen in etwa 8 bis 18 m Tiefe bleiben zu allen Tageszeiten verhältnismäßig gleich.
- h) In der Nacht nehmen die Individuenzahlen unmittelbar unter der Wasseroberfläche erheblich ab.
- i) In der ersten Dämmerung am frühen Morgen²) ist unmittelbar unter der Wasseroberfläche stets eine vermehrte Ansammlung der Cladoceren feststellbar, die nur als Aufwärtswanderung gedeutet werden kann. Die Copepoden beteiligen sich an dieser frühen Aufwärtswanderung höchstens in erheblich geringerem Maße. Diese Dämmerungswanderung am frühen Morgen geschieht während einer hohen relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke (vgl. Abb. 11C).

2. Spezielle Feststellungen

- a) *Bosmina longispina* (Abb. 13) verläßt als erster Vertreter die oberflächlichen Schichten am frühen Morgen. Es folgen *Daphnia longispina* (Abb. 12) und darauf die Vertreter der Copepoden (Abb. 14/16), wobei die Jugendformen in der Regel weniger schnell als die Adulten die Oberflächennzone verlassen³).
- b) Die Lage der Maxima der einzelnen, an der Wanderung teilnehmenden Plankter befindet sich in verschiedener Tiefe und ist nicht in allen Fällen gleichermaßen stark ausgeprägt. Hinsichtlich der Tiefenanordnung ergibt sich die gleiche Reihenfolge, die unter anderen für den Beginn der Abwärtswanderung festgestellt worden war: das Maximum von *Bosmina longispina* nimmt die tiefste Lage ein, und die übrigen Vertreter erreichen eine um so geringere Tiefe, je später sie die Wasseroberfläche verlassen.

¹) Alle Versuche, das Ende der Aufwärtswanderung in der frühen Morgendämmerung und den Beginn der Abwärtswanderung zeitlich genauer festzulegen, scheiterten.

²) Mit dem mir zur Verfügung stehenden Photoelement war eine Messung dieser geringen Beleuchtungsstärken nicht möglich.

³) Die im August und September in äußerst geringer Menge vorkommenden Nauplien reichten nicht aus, irgendwelche Informationen zu gewinnen.

- e) Die Wasseroberfläche wird am Spätnachmittag in umgekehrter Reihenfolge wieder erreicht. Die Männchen von *Eudiaptomus gracilis* sammeln sich gegenüber allen anderen Vertretern (einschließlich der Weibchen und Jugendformen der eigenen Art) in besonders ausgeprägtem Maße und am frühesten unmittelbar unter der Wasseroberfläche an. Dieses eigentümliche Verhalten wurde bereits von RUTNER (1929/30) geschildert. Im Schluchsee machte SCHRÖDER (1959) dieselbe Beobachtung.
- d) Die Weibchen von *Cyclops tatricus* bilden kein ausgeprägtes Maximum am Ende der Abwärtswanderung. Sie sind zwischen 1 bis 10 m verhältnismäßig gleichförmig verteilt. Die Männchen derselben Art sind dagegen zu allen Tages- und Nachtzeiten zwischen 5 bis 10 m Tiefe anzutreffen. Trotz der konstanten Lage des Maximums finden sich in den Abend- und Nachtstunden stets einige Tiere auch knapp unter der Wasseroberfläche, während sie tagsüber dort fehlen.

B. Untersuchungen im Lunzer Obersee

Die Planktonfänge wurden an drei wolkenlosen Oktobertagen (5., 7., 8. Oktober 1957) in 1-m-Abständen bis zum Seegrund (15 m) durchgeführt. Jede der drei Fangserien besteht aus vier Schöpfproben (16 l) pro Metertiefe. In der Darstellung ist der Mittelwert (bezogen auf 8 l) des Planktons aus allen (3×4) Schöpfproben (48 l) für jede Metertiefe angegeben. Die Fangzeiten waren um 5, 7, 8, 10, 11, 14, 16.30 Uhr angesetzt.

Die Unterschiede im Verlauf der Beleuchtungsstärke der verschiedenen Tage sind so gering, daß allein das Beispiel vom 5. Oktober angeführt werden kann (Abb. 20)¹⁾.

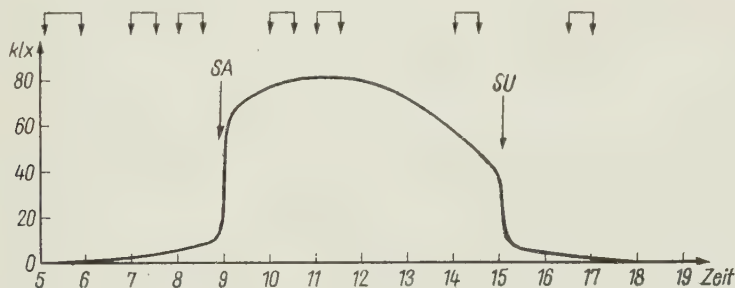


Abb. 20. Tagesverlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche des Obersees am 5. Oktober 1957. Die verbundenen Pfeile geben die Fangzeiten an. SA Sonnenaufgang, SU Sonnenuntergang.

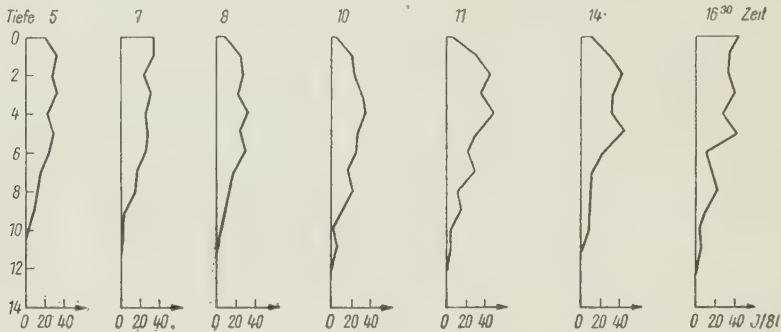
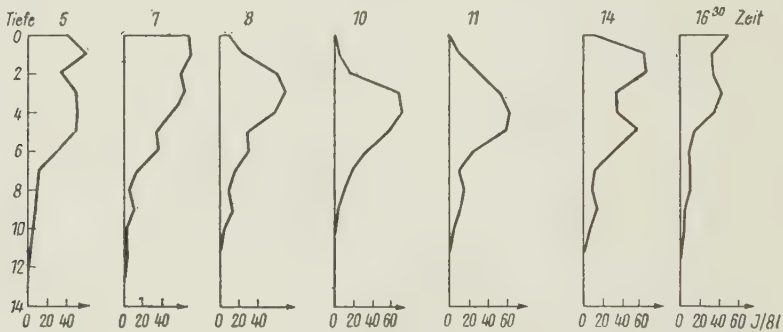
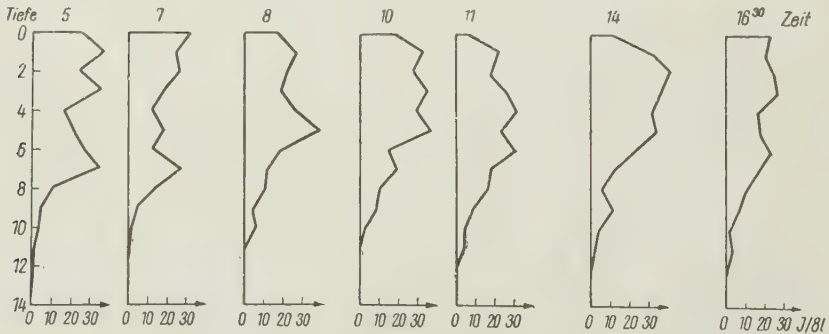
Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 21 bis 25)

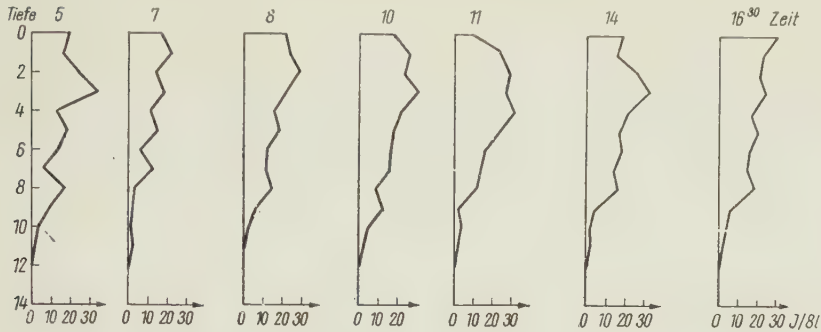
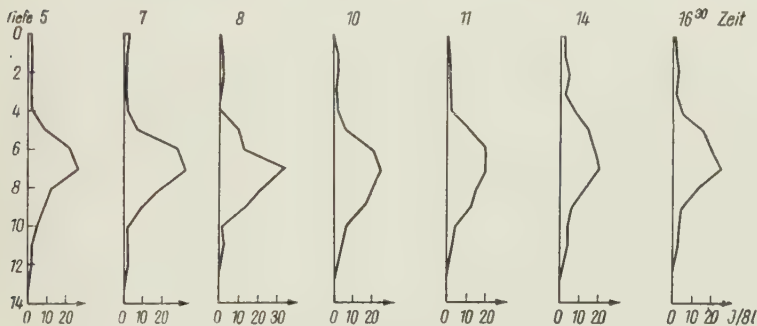
1. Allgemeine Feststellungen

- a) Die Planktonverteilung ist in keinem Falle über die gesamte Wasserschicht gleichmäßig. Die Hauptmasse bevölkert die obere Wasserschicht bis in etwa 10 bis 12 m Tiefe. Im Gegensatz zum Untersee befindet sich darunter eine planktonfreie Zone, die bis zum Seegrund reicht.

¹⁾ Der asymmetrische Kurvenverlauf der Beleuchtungsstärke über dem See ist durch dessen Lage bedingt. Während gegen 10 Uhr die Horizontüberhöhung rings um den See im Sonnenschein liegt und damit die Reflexstrahlung der Hänge von allen Seiten wirksam wird, befinden sich bereits um die Mittagszeit weite Teile des südlichen und südwestlichen Ufers im Schatten.

- b) Die tagesrhythmischen Verschiebungen des vertikalen Verteilungsbildes bleiben hinter jenen des Untersees zurück, sind aber dennoch deutlich erkennbar, besonders innerhalb der obersten 3-m-Zone.
- c) Die Abwärtswanderung beginnt vor Sonnenaufgang (Ausnahme: *Acanthodiaptomus denticornis*).
- d) Die Abwärtswanderung ist vor Sonnenhöchststand beendet.
- e) Die Aufwärtswanderung ist bereits vor dem frühen Sonnenuntergang feststellbar. Vorher befindet sich das vertikale Verteilungsbild in einer relativ

Abb. 21. *Daphnia longispina*.Abb. 22. *Bosmina longispina*.Abb. 23. *Acanthodiaptomus denticornis* ♂♂.

Abb. 24. *Acanthodiaptomus denticornis* ♀♀.Abb. 25. *Cyclops tatricus* ♀♀.

stabilen Phase, in welcher wiederum die (bei den einzelnen Arten verschieden ausgeprägte) typische Verteilungsform realisiert ist.

- f) Am Ende der Aufwärtswanderung ist die planktonfreie Tiefenzone nicht nach oben verbreitert.
- g) Um Mitternacht ist die Individuenzahl der Cladoceren in der Nähe der Oberfläche geringer als in der frühen Morgendämmerung.

2. Spezielle Feststellungen

- a) *Bosmina longispina* verläßt die oberflächlichen Schichten als erster Vertreter, gefolgt von *Daphnia longispina*, während bei *Acanthodiaptomus denticornis* erst nach Sonnenaufgang eine merkliche Verminderung der Individuenzahl in der Oberflächenschicht erkennbar wird.
- b) Ein ausgeprägtes Tiefenmaximum haben die Weibchen von *Cyclops tatricus*. Eine tagesrhythmische Verschiebung konnte nicht festgestellt werden, obwohl in der Nacht stets einige wenige Tiere an der Oberfläche gefangen wurden (Abb. 28).

Aus diesen im einzelnen angeführten Beobachtungen in beiden Seen ergibt sich zusammenfassend:

- 1. Die tagesrhythmische Wanderung kann durch folgende Einzelphasen gekennzeichnet werden:

- a) Aufwärtswanderung der Zooplankter in der frühen Morgendämmerung bei sehr geringer absoluter Beleuchtungsstärke und hoher relativer Zunahme derselben.
 - b) Rapides Abwärtswandern mit zunehmender Tageshelligkeit, aber bei geringerer, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke.
 - c) Erreichen der Maximaltiefe (Tagestiefe) vor Sonnenhöchststand.
 - d) Aufwärtswanderung in den Nachmittagsstunden.
 - e) Abnahme der Individuenzahlen unmittelbar unter der Wasseroberfläche während der Nachtstunden.
2. Aus der Beobachtung, daß zwischen dem Beginn der lichtbedingten Abwärtswanderung und der Tagestiefe eine Beziehung besteht, geht hervor, daß die Lage der Maxima weitgehend von den Strahlungsverhältnissen abhängt.
 3. Der generelle Ablauf der Wanderung erfolgt in beiden Seen in gleicher Weise. Ein Unterschied ergibt sich insofern, als die Wanderamplitude im Obersee geringer ist.
 4. In der oberen Wasserschicht (Untersee bis etwa 5 m, Obersee bis etwa 3 m) sind die tagesrhythmischen Wanderungen leicht erkennbar, weil es im Verlauf der Abwärtswanderung zu einer fast planktonfreien Zone unter der Wasseroberfläche kommt. Die Fangzahlen aus größerer Tiefe erfahren jedoch keine feststellbaren, tagesrhythmischen Änderungen. Über das Verhalten dieser Tiere kann aus dem Zahlenmaterial keine Aussage gewonnen werden. Die Tatsache, daß die planktonfreie Tiefenzone im Obersee am Ende der Aufwärtswanderung keine Verbreiterung nach oben erfährt, deutet jedoch auf die Möglichkeit, daß die Plankter sich nur in geringer Weise oder überhaupt nicht an den Wanderungen beteiligen. Ein unterschiedliches Verhalten gegenüber jenen Tieren, die sich in geringerer Tiefe befinden, müßte auf Außenfaktoren zurückzuführen sein. Aus bereits geschilderten Gründen kommen hierfür nur die Temperatur oder die Strahlungsverhältnisse in Betracht.

Damit ergeben sich als Schwerpunkte für weitere Untersuchungen zwei grundsätzliche Fragestellungen:

1. Welche Beziehung besteht zwischen den Strahlungsverhältnissen und der Lage der Maxima der wandernden Zooplankter? (Untersuchungen während der stabilen Phase der Vertikalwanderung, Kap. V.)
2. Gibt es Unterschiede im Ausmaß und Ablauf der Wanderung, die den herrschenden Strahlungsverhältnissen zugeschrieben werden können und welche Folgen ergeben sich daraus? (Spezielle Untersuchungen über die Vertikalwanderung, Kap. VI.)

V. UNTERSUCHUNGEN WÄHREND DER STABILEN PHASE DER VERTIKALVERTEILUNG

Aus der Beobachtung, daß zwischen dem Beginn der Abwärtswanderung am frühen Morgen und der Tagestiefe der Plankter eine Beziehung besteht, wurde der Schluß gezogen, daß auch die Lage der Maxima von den Strahlungsverhältnissen weitgehend abhängt.

Die folgenden Untersuchungen hatten daher das Ziel, Informationen über die Lage der Maxima unter dem Einfluß verschiedener Strahlungsverhältnisse zu ermitteln.

Die fangtechnische Aufgabe bestand darin, Lage und Ausdehnung der Maxima hinreichend genau zu erfassen. Die für die notwendigen Fangwiederholungen erforderliche Zeit wurde gewonnen, indem die Fänge nur noch bis in eine Tiefe von 12 m ausgedehnt wurden. Diese Maßnahme wird ebenso durch die bereits geschilderten Untersuchungsergebnisse gerechtfertigt wie die Festsetzung der Fangzeit zwischen 10 bis 12.30 Uhr.

Pro Metertiefe wurden 12 Schöpfproben (= 6 Stichproben, 48 l) entnommen. Bei der Darstellung der Fangergebnisse werden die Mittelwerte ($D\%$, vgl. Tabelle 12) der Stichproben aus den verschiedenen Tiefen in Prozent der Summe aller dieser Werte angegeben.

Tabelle 12

Tiefe m	Stichprobenserien 1—6 Fangzahlen in %						$D\%$	Z
	1.	2.	3.	4.	5.	6.		
0	2,0	0,7	0,9	0,0	0,0	0,0	0,6	—
1	0,0	0,0	0,9	0,0	2,6	0,8	0,7	—
2	8,7	5,6	1,8	5,0	5,8	2,3	4,9	—
3	40,0	10,4	1,8	15,6	12,4	7,9	14,7	4
4	13,4	21,0	9,3	22,7	21,8	28,4	19,5	5
5	10,0	27,8	24,3	17,8	6,2	15,0	16,8	6
6	8,0	11,0	13,0	6,2	14,6	7,9	10,1	4
7	1,3	4,1	17,8	6,7	8,0	6,3	7,4	1
8	3,3	5,6	11,2	5,0	9,3	11,8	7,7	—
9	4,7	5,6	4,6	8,9	3,5	2,3	4,9	—
10	2,7	1,4	7,5	5,6	3,5	4,7	4,2	—
11	2,0	2,7	2,8	3,9	8,0	5,5	4,1	—
12	3,3	4,1	3,7	2,8	4,0	7,1	4,2	—

Aus einem Beispiel (Tabelle 12, *Eudiaptomus gracilis* ♀, 16. Juni 1958) wird ersichtlich, daß sechs Stichproben zur Bestimmung des Maximums ausreichen. Um dessen Lage und den Grad der Ausprägung deutlicher zu charakterisieren, wurde folgendes Verfahren angewendet: Innerhalb eines jeden einzelnen, prozentualen Verteilungsbildes ist jener Tiefenbereich ermittelt, in welchem auf engstem Raum mindestens 50 % des Gesamtfanges entfallen (in der Tabelle fett gedruckt). In Spalte 5 gibt die Häufigkeit (Z) an, wie oft dieser Bereich der maximalen Planktondichte in der entsprechenden Tiefe vorgefunden wurde. Die Häufigkeiten sind zu Gruppen zusammengefaßt, durch bestimmte Zeichen in der Darstellung der einzelnen Fangergebnisse angegeben und bedeuten:

Z = 5—6 —————

Z = 3—4 ————

Z = 1—2 - - - - -

A. Untersuchungen im Lunzer Untersee

Es werden drei vertikale Verteilungsbilder zum Vergleich herangezogen:

1. Das vertikale Verteilungsbild vom 16. Juni 1958 (Witterung: wolkenlos, fast windstill);
2. das vertikale Verteilungsbild vom 1. Oktober 1958 (Witterung: wolkenlos, fast windstill);
3. das vertikale Verteilungsbild vom 8. Oktober 1958 (Witterung: stark bewölkt, nebelig, windstill).

1. Die Strahlungsverhältnisse

a) Verlauf der Beleuchtungsstärke vor der Fangzeit (Abb. 26)

Am 16. Juni und 1. Oktober erfolgt eine fortwährende Zunahme der Beleuchtungsstärke bis zum Maximum am Mittag. Die absolute und insbesondere die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke sind an beiden Tagen nahezu gleich. Am 8. Oktober verursacht die wechselnde Bewölkungsdichte Schwankungen nach anfänglich kontinuierlicher Zunahme.

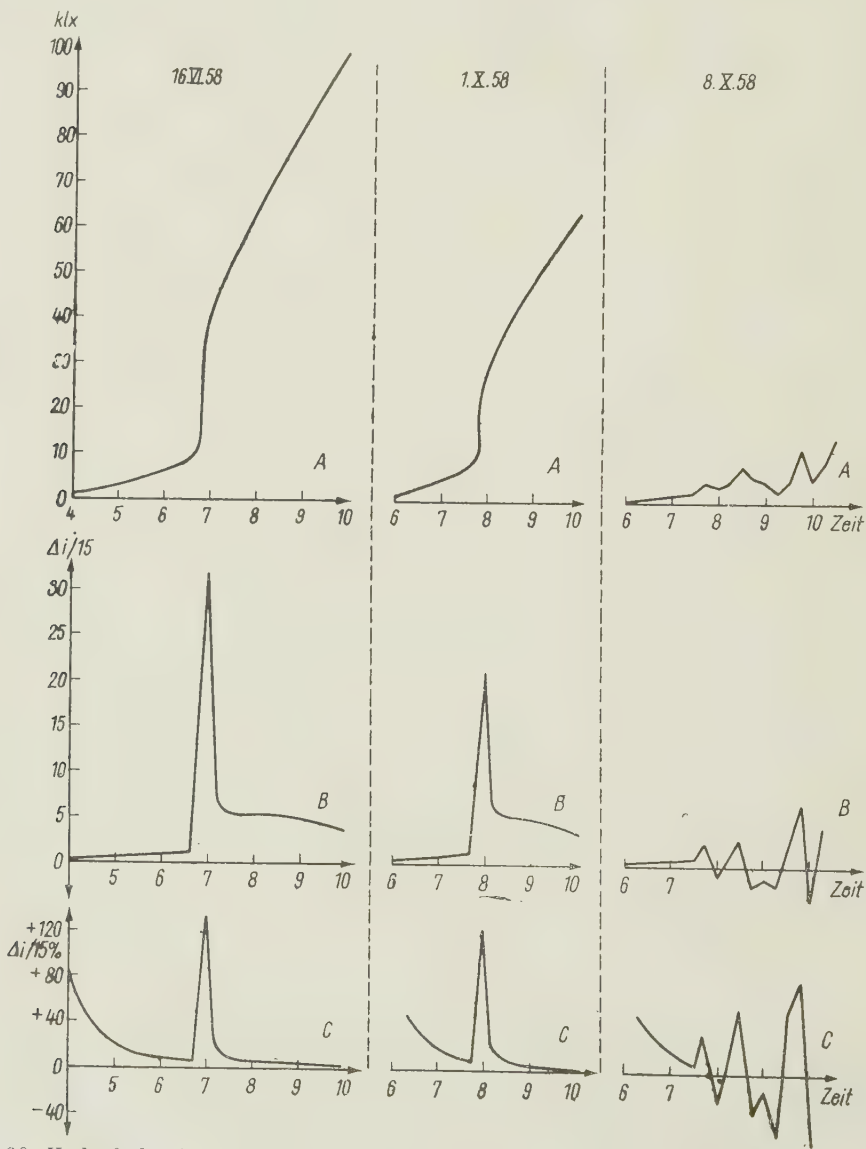


Abb. 26. Verlauf der Beleuchtungsstärke über dem Wasserspiegel am 16. Juni, 1. Oktober, 8. Oktober 1958 vor Beginn der Planktonfänge (A). Absolute Änderung/15 min (B). Relative Änderung/15 min (C).

b) Die absolute, spektrale Energieverteilung (Abb. 27)

Die Unterschiede der drei Untersuchungstage sind erheblich. Sie werden veranschaulicht, wenn man beachtet, daß die am 16. Juni in 9 m Tiefe festgestellte, absolute Strahlungsenergie ungefähr jener entspricht, die am 1. Oktober in 5 m und am 8. Oktober schon in 1 bis 2 m Tiefe angetroffen wird.

In der Darstellung der Fangergebnisse wird an der oberen und unteren Grenze der Maxima, welche durch $Z = 3$ (vgl. Tabelle 12) willkürlich festgelegt ist, am

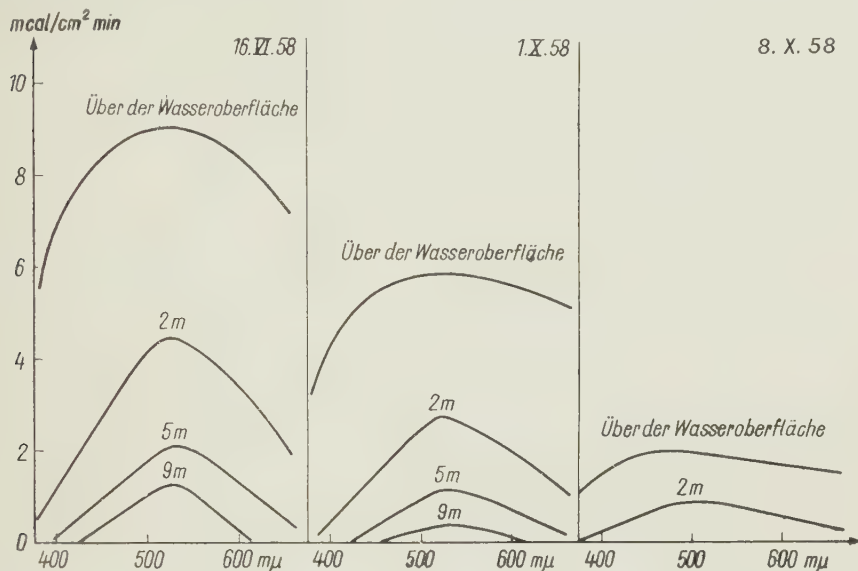


Abb. 27. Absolute, spektrale Energieverteilung über dem Wasserspiegel und in den Tiefen 2 m, 5 m, 9 m am 10. Juni, 1., 8. Oktober 1958.

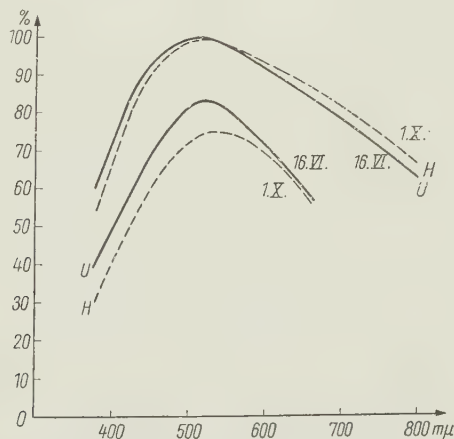


Abb. 28. Relative Spektralverteilung der Sonnen- und Himmelsstrahlung am 16. Juni und 1. Oktober 1958 (H). Relative Transmissionskurve vom Untersee am 16. Juni und 1. Oktober 1958 (U).

16. Juni für zwei Spektralbereiche ($435\text{ m}\mu$, $660\text{ m}\mu$) der absolute Betrag in $\text{meal/cm}^2\text{min}$ für $\Delta\lambda = 0,005\text{ }\mu$ angegeben. An den übrigen zum Vergleich herangezogenen Tagen werden immer jene Tiefenbereiche eingetragen, innerhalb welcher die gleichen absoluten Strahlungsverhältnisse anzutreffen sind, die am 16. Juni im Bereich der Maxima festgestellt worden waren.

Das Auseinanderlaufen der ursprünglich (16. Juni) in gleichen Tiefenzonen ermittelten Strahlungsbereiche ist, wie aus Abb. 27 hervorgeht, nur zum kleinen Teil auf den Unterschied der relativen Zusammensetzung der Sonnen- und Himmelsstrahlung zurückzuführen. In erster Linie sind dafür die Änderungen der relativen Transmission im See verantwortlich (vgl. Abb. 28).

2. Temperatur (in $^{\circ}\text{C}$)

Tabelle 13

Tiefe	Datum		
	16. Juni	1. Okt.	8. Okt.
0	16,6	14,0	14,4
1	16,2	13,2	14,4
2	15,0	13,2	14,2
3	14,0	12,8	13,6
4	13,5	12,8	13,6
5	13,0	12,8	13,2
6	12,6	12,7	12,9
7	12,4	12,6	12,6
8	12,0	12,4	12,3
9	11,8	12,2	12,1
10	11,4	12,0	11,9
11	10,5	11,8	11,6
12	10,3	11,6	11,3

3. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 29 bis 32)

Allgemeine Feststellungen:

- Um die Mittagszeit der wolkenlosen Tage ist die Vertikalverteilung durch ein relativ ausgeprägtes Maximum charakterisiert. Die Verteilungsform ist asymmetrisch.
- Die Vertikalverteilung um die Mittagszeit des trüben Tages ist dadurch gekennzeichnet, daß die Maxima der wandernden Arten weniger deutlich ausgeprägt sind. Da gleichzeitig eine Besiedelung der Wasserschichten bis zur Oberfläche erfolgt, erscheint die Vertikalverteilung verhältnismäßig einheitlich.
- Beim Vergleich der drei Verteilungsbilder ergibt sich, daß die Maxima am wolkenlosen Oktobertag in geringerer Tiefe ausgebildet sind als im Juni. Zumindest ist die Streuung der Tierzahlen gegen die Oberfläche vermehrt. Die Lage entspricht jedoch in grober Annäherung den gleichen Strahlungsverhältnissen¹⁾.

Am 8. Oktober sind in geringerer Tiefe etwa die gleichen Strahlungsverhältnisse realisiert, ohne daß sich innerhalb dieser Zone, noch in einer anderen, ein ausgeprägtes Maximum ausgebildet hat.

¹⁾ Die relativ weite Ausdehnung der Maxima gegenüber den geringen Lageunterschieden im Juni und Oktober ermöglicht keine genauere Analyse unter dem Aspekt der Gesamtstrahlung einerseits und der Unterschiede der relativen Zusammensetzung andererseits.

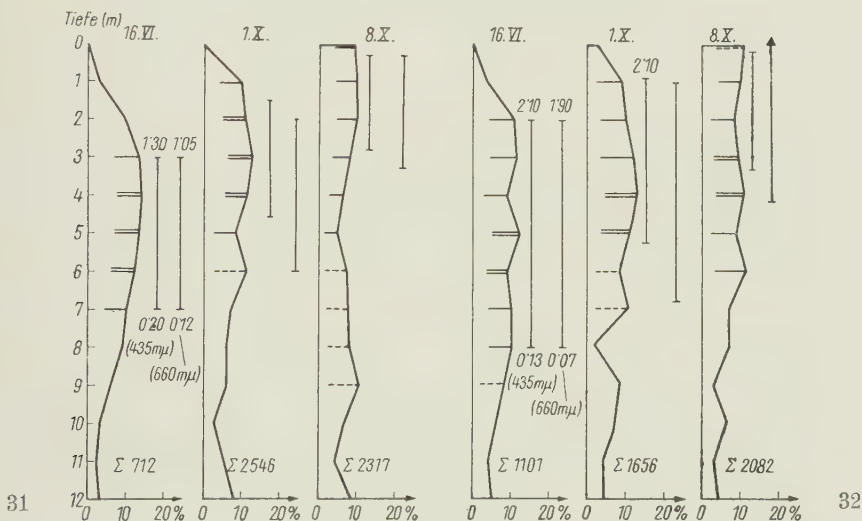
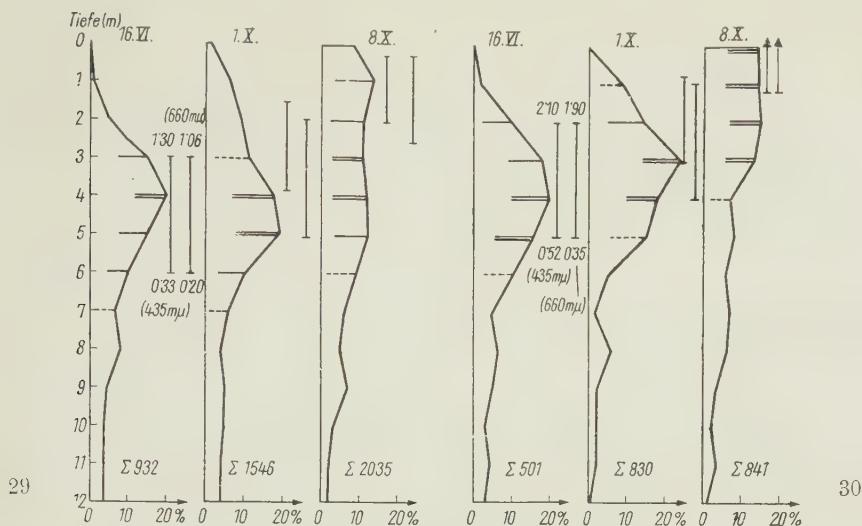


Abb. 29. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.
Abb. 30. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 31. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.
Abb. 32. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

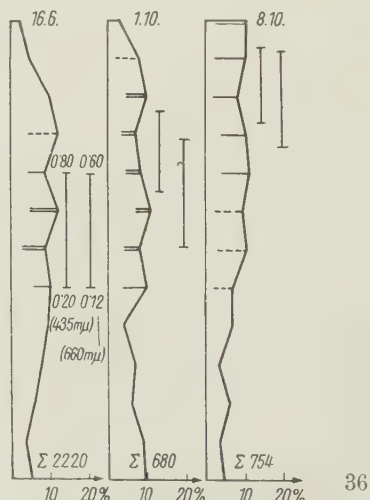
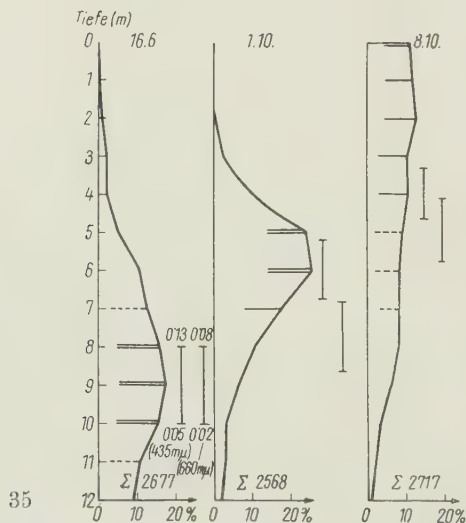
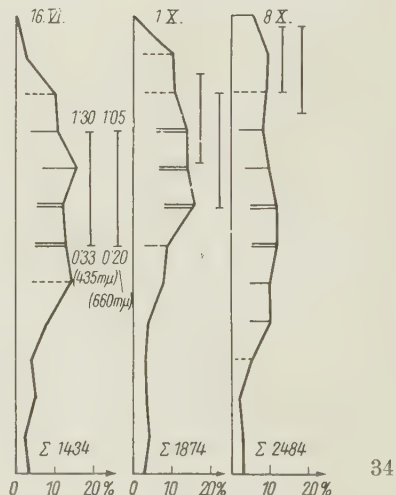
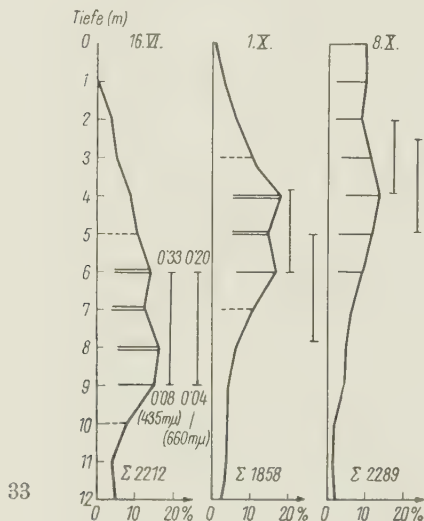
d) Die Temperaturverhältnisse der 3 Tage sind nahezu gleich und können daher bei allen weiteren Betrachtungen unberücksichtigt bleiben (vgl. Tab. 13).

Spezielle Feststellungen:

- a) Die Maxima der verschiedenen Vertreter aus dem Crustaceenplankton befinden sich am Ende der Abwärtswanderung in verschiedener Tiefe. Es ergibt sich dabei, daß die Maxima in um so größerer Tiefe anzutreffen sind, je früher die Abwärtswanderung der entsprechenden Plankter beginnt. Dieser Zusammenhang ist in Tabelle 14 zusammengefaßt:

Tabelle 14

Reihenfolge der Abwärtswanderung	Lage der Maxima am Ende der Abwärtswanderung (Juni)
1. <i>Bosmina longispina</i>	8—10 m
2. <i>Daphnia longispina</i>	6—9 m
3. <i>Cyclops tatricus</i>	4—7 m
4. <i>Eudiaptomus gracilis</i> ♀♀ und ♂♂	2—6 m
5. Jugendstadien der Copepoden	2—8 m

Abb. 33. *Daphnia longispina* ♀♀.Abb. 34. *Daphnia longispina* Juvenes.Abb. 35. *Bosmina longispina*.Abb. 36. *Cyclops tatricus* ♀♀.

- b) Unabhängig von den Strahlungsverhältnissen ist das Maximum der *Cyclops*-Männchen stets im gleichen Tiefenbereich anzutreffen. Es ist gegenüber jenem der Weibchen verhältnismäßig stärker ausgeprägt (Abb. 37).

B. Untersuchungen im Lunzer Obersee

Der Verlauf der jahreszeitlichen Planktonentwicklung im Obersee führt erst im Spätsommer zu ausreichenden Tierzahlen, so daß ein Vergleich der Vertikalverteilung zu verschiedener Jahreszeit — wie er im Untersee durchführbar war — nicht erfolgen konnte.

Zwei Untersuchungen werden behandelt.

1. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse

am 10. Oktober 1957 (Witterung: wolkenlos, leichter Wind) und am 4. Oktober 1957 (Witterung: stark bewölkt, sehr neblig, leichter Regen, windstill).

Das Verfahren zur näheren Charakterisierung der Planktonmaxima kann in diesem Falle nicht zur Anwendung gelangen, da nur sechs Schöpfproben (= 3 Stichproben, 24 l) pro Metertiefe entnommen worden waren. Auch die Angaben über die absolute, spektrale Energieverteilung fehlen, doch vermitteln die Luxwerte über der Wasseroberfläche und im Bereich der Maxima die Beleuchtungsunterschiede beider Tage.

1. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 38)

Am 10. Oktober sind die Beleuchtungsverhältnisse durch eine fortlaufende Zunahme der Luxwerte bis zu 73 Klx am Mittag gekennzeichnet. Am 4. Oktober werden maximal 10 Klx erreicht. Die unregelmäßigen Schwankungen kommen durch die wechselnde Bewölkungsdichte zustande.

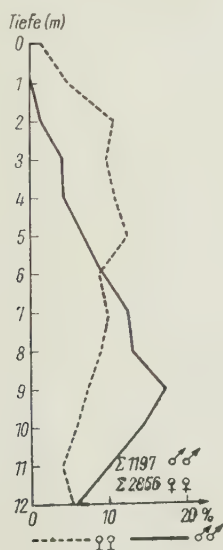


Abb. 37. Vertikalverteilung der Männchen und Weibchen von *Cyclops taticus* (Zusammenfassung von 8 Stichproben).

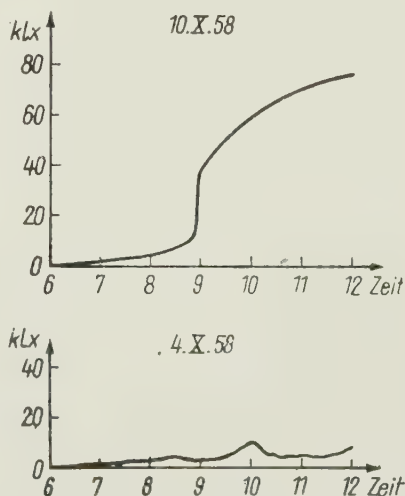


Abb. 38. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 10. und 4. Oktober über der Wasseroberfläche.

2. Temperatur (in °C)

Tabelle 15

Tiefe m	Datum	
	10. Okt.	4. Okt.
0	8,5	10,5
1	8,2	9,0
2	7,8	8,0
3	7,4	7,5
4	7,2	7,3
5	7,1	7,1
6	7,0	7,0
7	7,0	7,0
8	6,9	6,9
9	6,7	6,8
10	6,5	6,5
11	5,9	5,8
12	5,8	5,8

3. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 39 bis 43)

Allgemeine Feststellungen:

- a) Die Maxima der wandernden Plankter sind an wolkenlosen Tagen deutlicher ausgeprägt als an trüben Tagen.
- b) Die am wolkenlosen Tage im Bereich der Maxima ermittelten Beleuchtungsverhältnisse sind in grober Annäherung auch am trüben Tage in bestimmten Tiefen realisiert, ohne dort zu bemerkenswerten Planktonansammlungen geführt zu haben.
- c) Die Temperaturverhältnisse beider Tage sind nahezu gleich und kommen als Ursache für die festgestellten Verteilungsunterschiede nicht in Betracht.

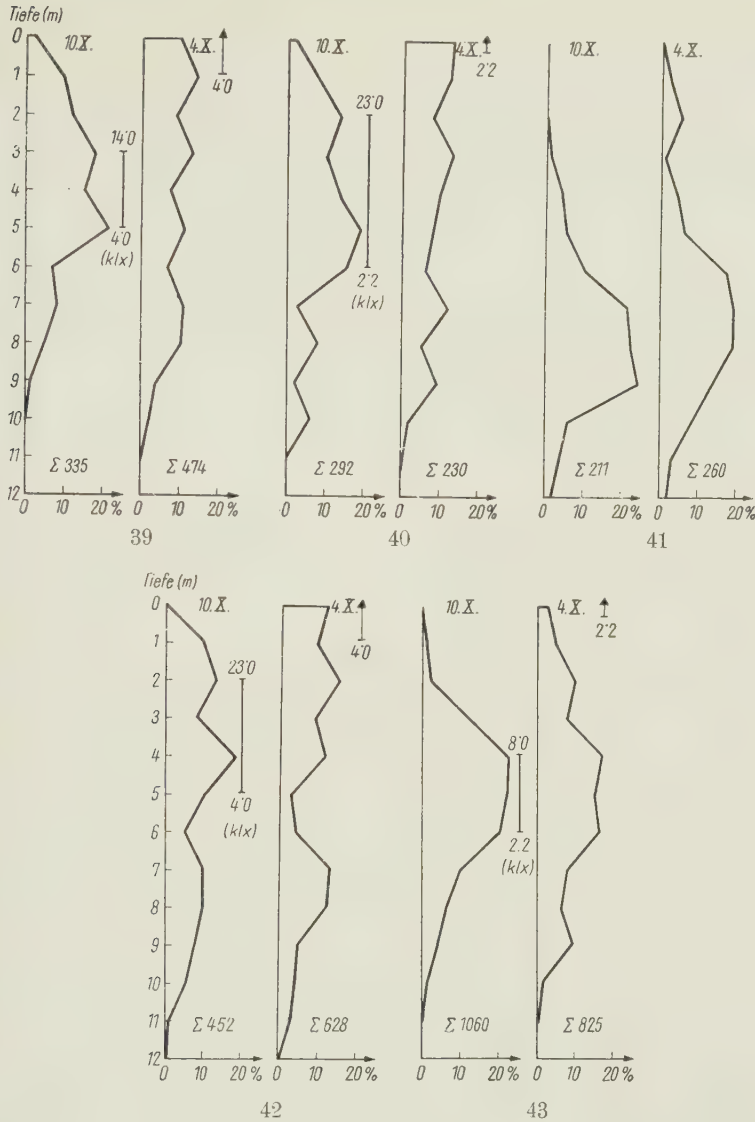
Spezielle Feststellungen:

- a) Die Maxima der einzelnen Vertreter sind an wolkenlosen Tagen in folgenden Tiefen anzutreffen:

<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> ♀ und ♂	2—5 m
<i>Daphnia longispina</i>	2—5 m
<i>Bosmina longispina</i>	3—6 m
<i>Cyclops tatricus</i>	7—10 m

- b) Im Zusammenhang mit den Untersuchungsergebnissen aus Kapitel IV ergibt sich auch in diesem Falle: *Bosmina* verläßt die Oberflächenschicht am frühen Morgen vor allen übrigen Planktern, wandert in die größte Tiefe und bildet dort ein ausgeprägtes Maximum.

Dieses Verhalten entspricht genau jenem, das auch im Untersee für die gleiche Art festgestellt worden war. Bei den übrigen gemeinsamen Vertretern beider Seen ergeben sich keine gleichen Verhaltensweisen: die Weibchen von *Cyclops tatricus* bilden im Gegensatz zu den Unterseecyclopiden ein ausgeprägtes Tiefenmaximum, dessen Lage stets die gleiche ist. *Daphnia longispina* ist im Herbst fast ausschließlich durch seine Jugendstadien, die Männchen und kleinere Weibchen im Pelagial vertreten. Die großen Ephippialweibchen sind im Litoral zu finden. Dasselbe gilt für die Weibchen von *Acanthodiaptomus denticornis*, welche im Oktober ebenfalls

Abb. 39. *Acanthodiaptomus denticornis* ♂♂.Abb. 40. *Acanthodiaptomus denticornis* ♀♀.Abb. 41. *Cyclops tatricus* ♀♀.Abb. 42. *Daphnia longispina*.Abb. 43. *Bosmina longispina*.

in großer Menge, besonders in der flachen Uferzone, zu erbeuten sind. Diese eigentümlichen, horizontalen Verteilungsunterschiede ergeben sich im Laufe des Herbstes. Da die Litoralzone im Sommer planktonfrei ist, die Besiedelung erst im Herbst erfolgt und offensichtlich an bestimmte Altersstadien bzw. an das Geschlecht gebunden ist, kann in diesem Falle von einer Umstimmung des Verhaltens gesprochen werden (SIEBECK 1960).

2. Vergleich der Vertikalverteilung unter dem Einfluß verschiedener O_2 -Verhältnisse in der Tiefe des Sees bei fast gleichen Witterungsbedingungen

am 8. September (Witterung: wolkenlos, ab 11 Uhr leicht windig, Fangzeit: 10 bis 12 Uhr) und am 20. September 1957 (Witterung: vereinzelt Wolken am überwiegend wolkenlosen Himmel, Fangzeit: 10 bis 12 Uhr).

Wie die Untersuchungen in Kapitel IV gezeigt hatten, existiert im Lunzer Obersee eine planktonfreie Tiefenzone. Sie kommt zustande durch die intensive Sauerstoffzehrung der aus den umliegenden Mooren eingeschwemmten Humussubstanzen (MÜLLER 1938) und bildet sich in der Regel kurz nach Einstellung der Sommerstagnation aus. Diese planktonfreie Tiefenzone war auch im Sommer 1957 gut ausgebildet. Zwischen den beiden Untersuchungstagen, und zwar am 17./18. September, kam es jedoch zu den ersten Schneefällen, und das folgende Tauwetter führte zu kaltem Schmelzwasserzufluß in den See. Infolge seiner größeren Dichte schichtete sich dieses Wasser in der Tiefe des Sees ein und erhöhte dadurch den O_2 -Gehalt erheblich.

1. Strahlungsverhältnisse (Abb. 44)

Der Verlauf der Beleuchtungsstärke ist an beiden Tagen fast gleich. Die kurzfristige Sonnenabschirmung durch kleine vorüberziehende Wolken kann vernachlässigt werden.

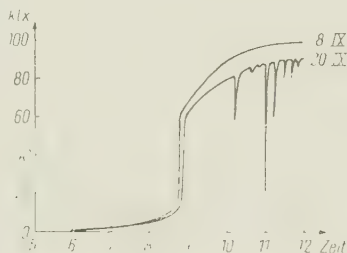


Abb. 44. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 8. und 20. September über der Wasseroberfläche.

2. Sauerstoffverhältnisse

Die Proben für die O_2 -Bestimmung (nach WINKLER-ALSTERBERG) wurden aus den Tiefen 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 12 m entnommen. Der Kurvenverlauf ist in der Darstellung der Fangergebnisse angegeben (vgl. Abb. 45 bis 50).

Die Unterschiede der beiden Tage sind bedeutend. Am 8. September besteht zwischen 5 bis 7 m Tiefe eine Sprungschicht, innerhalb welcher der O_2 -Gehalt von 8,6 mg/l auf 1,6 mg/l absinkt. Es folgt eine weitere Sprungschicht, innerhalb deren Verlauf der O_2 -Gehalt bis in 9 m Tiefe auf 0,5 mg/l abnimmt. In 10 m Tiefe war kein Sauerstoff mehr nachweisbar. Bedeutend günstiger sind die Verhältnisse am 20. September: Zwischen 5 bis 7 m sind noch 13,8 mg/l bzw. 12,0 mg/l vorhanden. In 12 m Tiefe konnten noch 1,6 mg/l nachgewiesen werden. Dieser Wert war am 8. September bereits in 7 m Tiefe erreicht.

3. Temperatur

Der Temperaturverlauf ist in die Darstellung der Fangergebnisse eingetragen. Die Temperaturen sind in der Tiefe fast gleich. Die Differenz beträgt am 8. September zwischen 3 bis 12 m nur 4° C, am 20. September 2° C.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 45 bis 50)

Die vertikalen Verteilungsbilder von *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina* und *Cyclops tatricus* sind am 8. September verhältnismäßig symmetrisch. Neben der raschen Individuenzunahme mit fortschreitender Tiefe bis zum Maximum nehmen, im Gegensatz zu den üblichen Beobachtungen, die Individuenzahlen unterhalb des Maximums auch schnell wieder ab. Bei *Daphnia* und *Bosmina* fällt der Bereich der starken Individuenabnahme mit dem bedeutenden Rückgang des O_2 -Gehaltes zusammen. Verhältnismäßig tief ist die Lage des *Cyclops*-Maximums, das sich in 7 m Tiefe in einem Bereich befindet, der von den Cladoceren weitgehend gemieden wird. Überraschend hoch ist die Zahl der Cyclopiden auch noch in 9 bis 10 m Tiefe. Über den O_2 -Bedarf der Cyclopiden liefert das Verteilungsbild keinerlei Information, da das Maximum sich bis weit in die O_2 -reiche Wasserschicht erstreckt und keinerlei Anhaltspunkte über die Bewegungen der Einzeltiere gegeben sind. Es ist anzunehmen, daß die Einzeltiere nicht ständig in der O_2 -armen Schicht bleiben, sondern sich nur vorübergehend dort aufhalten. Ungünstiger werdende Bedingungen könnten — wie man aus Untersuchungen mit Daphnien (z. B. UBRIG 1952) weiß —, bestimmte Orientierungsmechanismen (positive Phototaxis, nega-

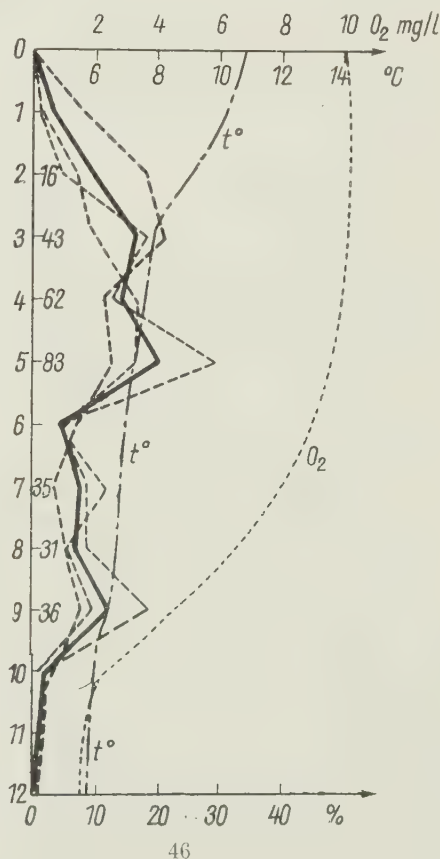
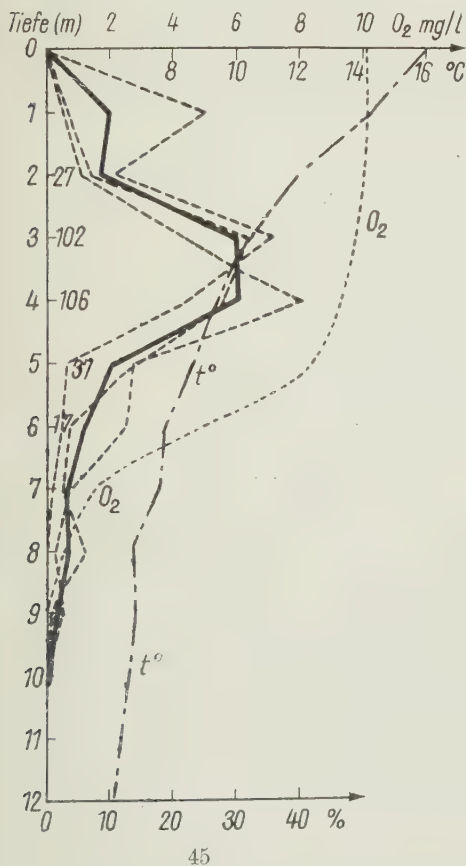


Abb. 45/46. *Daphnia longispina*. Vertikales Verteilungsbild vom 8. und 20. September ---- Einzelserien, — mittleres Verteilungsbild. Sauerstoffkurve und Temperaturkurve 0 bzw. t.

tive Geotaxis) auslösen, welche das Tier wieder in günstigere Bereiche führen. Sicher ist jedoch, daß die Cyclopiden gegenüber dem geringen O_2 -Gehalt weniger empfindlich sind als die Cladoceren.

Am 20. September erstreckt sich die Vertikalverteilung in einen erheblich tieferen Bereich. Die Lage der Maxima bleibt jedoch fast gleich. Lediglich die Streuung der Tierzahlen nach der Tiefe hat erheblich zugenommen und damit ist das übliche asymmetrische Verteilungsbild realisiert. Nur das *Cyclops*-Maximum, dessen Lage nicht von den Beleuchtungsverhältnissen abhängt, ist weiter in die Tiefe gerückt. Die Gründe dafür sind unbekannt. Auffallend ist, daß das *Cyclops*-Maximum mit dem Rotatorien-Maximum (*Keratella quadrata* MÜLLER, *Polyarthra dolichoptera* IDELSON und *Triarthra longiseta* EHRENBURG) zusammenfällt. Das scharf ausgeprägte Rotatorien-Maximum (*Keratella quadrata* ist in der Abb. 49/50 berücksichtigt) ist zugleich ein Hinweis dafür, daß das zufließende Schmelzwasser in der Tiefe des Sees keine starke Turbulenz verursacht hat, und damit die größere Streuung der Plankter in die Tiefe nicht etwa auf passiver Verfrachtung beruht. In einem solchen Fall wäre ein so ausgeprägtes Maximum der gegenüber den Crustaceen mit geringerer Eigenbeweglichkeit ausgestatteten Rotatorien nicht denkbar.

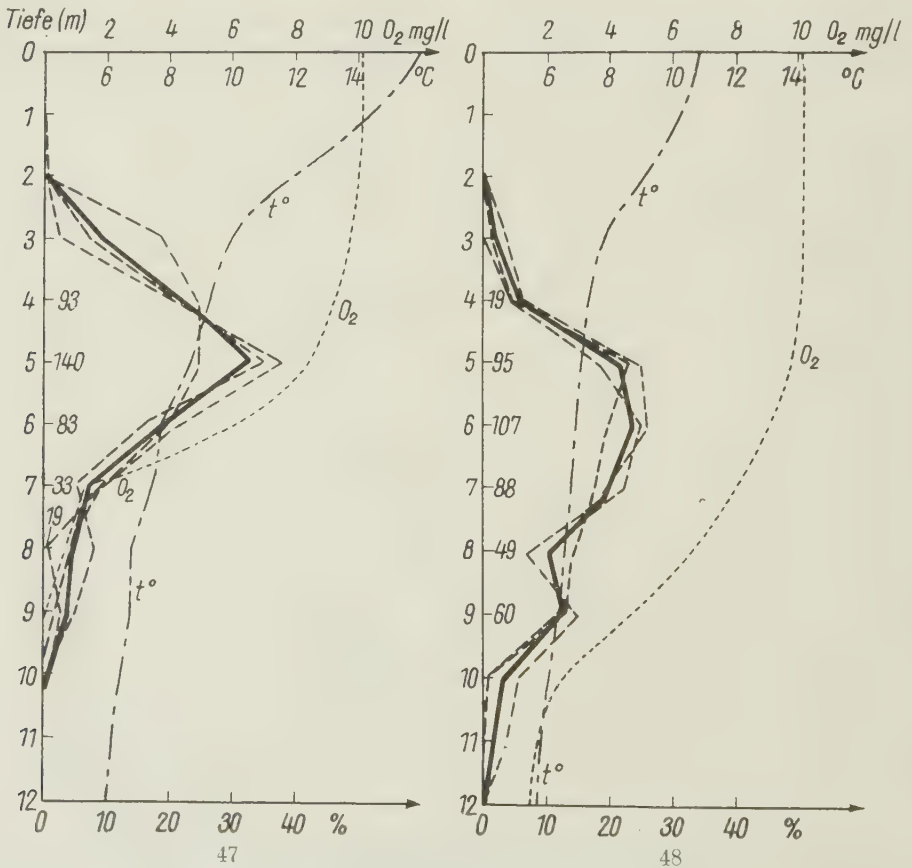


Abb. 47/48. *Bosmina longispina*. Erklärung wie Abb. 45/46.

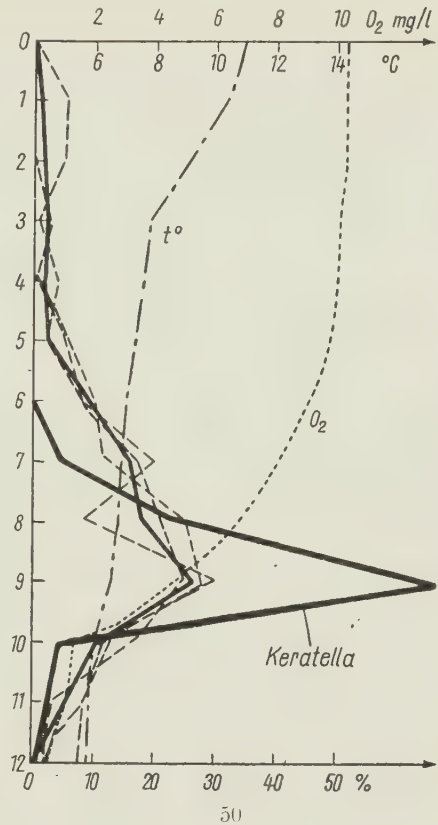
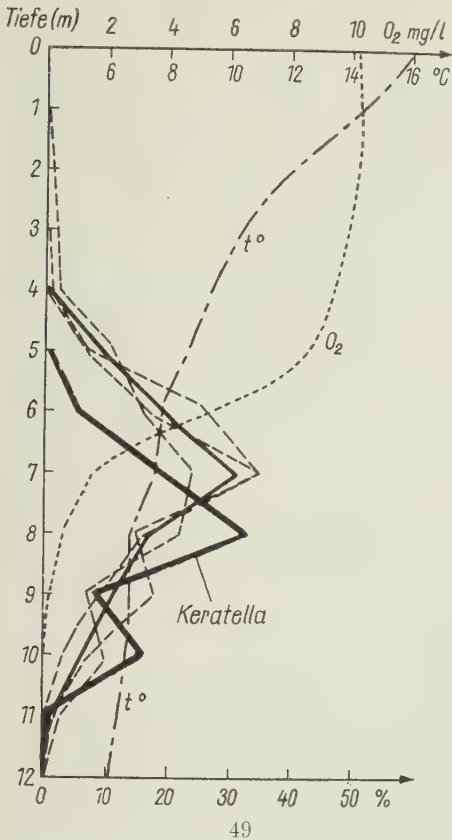


Abb. 49/50. *Cyclops tatricus*. Erklärung wie Abb. 47/48. Außerdem wurde das Verteilungsbild von *Keratella quadrata* eingezeichnet.

C. Diskussion

Die bisher geschilderten Untersuchungen ergaben neben zahlreichen Verhaltensunterschieden einzelner Vertreter aus dem Plankton auch einige allgemein zutreffende Beobachtungen, aus welchen man Anhaltspunkte für eine kausale Betrachtung gewinnen kann. Diese allgemeinen Beobachtungen waren:

1. Die Hauptmasse der Plankter bevölkert zu allen Zeiten eine obere Wasserzone (z. B. im Untersee 0 bis 12 m). Darunter nehmen die Individuenzahlen langsam ab. Eine planktonfreie Tiefenzone wurde nur im Obersee unter dem Einfluß eines besonderen Faktors (O_2 -Armut) festgestellt.
2. Innerhalb der erwähnten, oberen Wasserzone kann man wiederum zwei Bereiche trennen, einen oberen (Untersee 0 bis 5 m, Obersee 0 bis 3 m), in welchem die tagesperiodischen Verschiebungen der Vertikalverteilung deutlich zu verfolgen sind, und einen unteren, der ebenso wie die anschließende, weniger bevölkerte Tiefenzone, durch eine relativ konstante Individuenzahl gekennzeichnet ist.
3. Am Ende der Abwärtswanderung bildet sich innerhalb der oberen Zone ein Maximum aus, welches sich in einer für die einzelnen Vertreter verschiedenen

Tiefe einstellt. Je früher eine Planktonart (oder ein bestimmtes Altersstadium) die Oberfläche verläßt, um so tiefer befindet sich später das Maximum. Hinzu kommt, daß die Maxima der früheren Abwärtswanderer deutlicher ausgeprägt sind als jene, der zuletzt die Oberfläche fliehenden Plankter.

4. An wolkenlosen Tagen befindet sich das Maximum am Ende der Abwärtswanderung im Sommer in größerer Tiefe als im Herbst und ist außerdem deutlicher ausgeprägt als an trüben Tagen mit weitgehend gleichmäßiger Bewölkung. Es ergibt sich außerdem, daß an wolkenlosen Tagen zu verschiedener Jahreszeit die Lage der Maxima in grober Annäherung im gleichen Strahlungsbereich anzutreffen ist. Sind an trüben Tagen dieselben Strahlungsverhältnisse in irgendeiner Tiefe realisiert, so findet sich dort jedoch keine besondere Planktonansammlung.

Die unter gleichen Witterungsbedingungen konstante Lage der Maxima ist in der Literatur häufig in der Annahme eines absoluten Optimums der Beleuchtung im Sinne einer physikalischen Konstanten gedeutet worden. Es waren vor allem MICHAEL (1911), ROSE (1924/25/26, zitiert nach CUSHING 1950) und RUSSEL (1926/27), welche ein absolutes Optimum forderten. RUSSEL deutete das mehrfach erwähnte asymmetrische Verteilungsbild als Folge der logarithmischen Abnahme der Beleuchtungsstärke im Wasser. In absoluten Einheiten gemessen, entspräche danach das Optimum dem Mittelwert der oberen und unteren Grenze des den Planktonorganismen erträglichen Strahlungsbereiches.

Gegen diese Hypothese sprechen folgende Befunde:

1. Die Abwärtswanderung beginnt unter dem Einfluß einer Beleuchtungsstärke, die erheblich geringer ist als jene, die später im Bereich des Maximums anzutreffen ist.
2. Die Lage der Maxima stellt sich bereits vor Sonnenhöchststand ein, d. h. die weitere Zunahme der Beleuchtungsstärke führt zu keiner weiteren Abwärtswanderung.
3. Die Plankter erreichen in den späten Nachmittagsstunden die Oberfläche bei einer Beleuchtungsstärke, die erheblich über jener liegt, unter deren Einfluß am frühen Morgen die Abwärtswanderung begann.
4. An trüben Tagen mit bewölktem Himmel findet sich kein Maximum in jenen Tiefenbereichen, in welchen die Strahlungsverhältnisse realisiert sind, die an wolkenlosen Tagen innerhalb der Ausdehnung der Maxima festzustellen waren.

Der Hypothese eines absoluten Optimums standen bereits früher schon eine Reihe experimenteller Befunde gegenüber (z. B. EWALD 1910, CLARKE 1930). Aus den Ergebnissen konnte der Schluß gezogen werden, daß der Begriff der Adaptation ein für das Verständnis der Vertikalwanderung sehr wesentlicher Faktor ist und weiterhin, daß die Plankter in der Lage sind, sich an jede Beleuchtungsstärke zu adaptieren. CLARKE (1930) spricht daher von einem relativen Optimum und bezeichnet damit jede Beleuchtungsstärke, an welche das Objekt gerade adaptiert ist.

Nicht alle Experimente stützten diese Hypothese. VIAUD (1938) kam auf Grund sehr umfangreicher, experimenteller Untersuchungen wiederum zu der Annahme eines absoluten Optimums, jedoch nicht im Sinne einer physikalischen Konstanten, sondern einer Konstanten in physiologischem Sinne, der Adaptationskapazität (*capacité d'adaptation*).

Für unsere Betrachtungen ist wesentlich, daß durch beide Hypothesen der Begriff der Adaptation eingeführt wurde. Die Interpretation der Lage der Maxima hat nun notwendigerweise nicht nur unter Berücksichtigung der am Ende der Ab-

wärtswanderung herrschenden Strahlungsverhältnisse zu erfolgen, sondern in besonderem Maße auch deren Vorgeschichte. Damit ergibt sich die Möglichkeit, die Unterschiede der vertikalen Verteilungsbilder des Planktons an den drei Untersuchungstagen zu deuten. Dieser Deutungsversuch erfolgt unter der Voraussetzung, daß eine Vertikalwanderung nur dann erfolgt, wenn die Tiere nicht adaptiert sind, und daß nach erfolgter Adaptation die Wanderung beendet wird (HARRIS und WOLFE 1955). Nimmt man darüber hinaus eine annähernd gleiche Schwimmgeschwindigkeit während der Wanderung an, so ergibt sich:

1. Die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke an den beiden wolkenlosen Tagen im Juni und Oktober erfolgt in nahezu gleicher Weise und muß daher an das Adaptationsvermögen der Plankter ähnliche Anforderungen gestellt haben. Dadurch kam es an beiden Tagen zu einer nahezu gleichgroßen Wanderamplitude, welche durch die Lage der Maxima angezeigt wird.
2. Im Gegensatz zu den wolkenlosen Tagen erfolgt die relative Änderung der Beleuchtungsstärke am trüben Oktobertag nicht fortlaufend in gleicher Richtung. Sie ist vielmehr durch einen mehrfachen Wechsel von Zu- und Abnahme gekennzeichnet, der wiederum einen Wechsel von Abwärts- und Aufwärtswanderung zur Folge haben mußte. Dadurch wird das am Ende der Nacht bestehende, vertikale Verteilungsbild verhältnismäßig wenig verändert.
3. Unter der Voraussetzung, daß an den beiden wolkenlosen Tagen im Sommer und Herbst die Abwärtswanderung bei gleichen Beleuchtungsverhältnissen begann und mit gleicher Geschwindigkeit erfolgte, ergibt sich, daß das Plankton am 16. Juni bei Sonnenaufgang bereits eine größere Tiefe erreicht hatte als am 1. Oktober. Nach Sonnenaufgang ist der weitere Verlauf der relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke an beiden Tagen fast gleich, so daß der bereits bei Sonnenaufgang bestehende Tiefenunterschied der Maxima keine wesentliche Änderung mehr erfuhr.

Nach den bisherigen Betrachtungen wird das Maximum von solchen Tieren gebildet, die aus darüberliegenden Schichten hinabgeschwommen sind. Offen bleibt die Frage nach dem Verhalten der Tiere, die sich von Anfang an in der Zone des späteren Maximums befanden oder sich in den darunterliegenden Schichten aufhielten. Bleiben erstere im Bereich der späteren Maxima, bewegen sich letztere nach oben, oder schwimmt die gesamte Planktonbevölkerung unabhängig von der Ausgangsposition der Einzeltiere in die Tiefe, sobald die Abwärtswanderung an der Oberfläche beginnt?

Die vorliegenden Untersuchungen vermögen diese Fragen nicht zu beantworten. Immerhin bleibt die bereits erwähnte (vgl. Kap. IV) verhältnismäßig hohe Individuenzahl in der Tiefe auch am Ende der Aufwärtswanderung bemerkenswert. Besonders deutlich war dieser Befund im Obersee durch das Fehlen einer am Abend gegen die Oberfläche verbreiterten, planktonfreien Tiefenzone.

Diese Feststellung widerspricht der Auffassung von ULLYOTT (1938), wonach am Abend eine Aufwärtswanderung der gesamten Planktonbevölkerung einsetzt.

Das in diesem Zusammenhang häufig in der Literatur erörterte WEBERSche Gesetz beschäftigt sich bekanntlich mit der Frage, um wieviel bei einem stationären Reizzustand die Reizstärke zu verändern ist, damit der Organismus auf diese Veränderung reagiert. Da die Planktonorganismen tagsüber einer fortlaufenden Änderung der Reizstärke unterworfen sind (Ausnahme: plötzliche Abschirmung der Sonne durch Wolken oder plötzliche Wolkenauflöckerung), kann das WEBERSche Gesetz nicht als Hilfsmittel herangezogen werden, wenn das Verhalten des Planktons unter dem Einfluß kontinuierlicher Reizänderungen gedeutet werden soll.

VI. SPEZIELLE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VERTIKALWANDERUNG

Aus den bisher geschilderten Untersuchungen ging die Bedeutung des Lichtfaktors für das Verhalten der wandernden Plankter klar hervor. Die Unterschiede der vertikalen Verteilungsbilder am Ende der Abwärtswanderung unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse führten zu dem Schluß, daß (gleiches optisches Milieu vorausgesetzt) deren Vorgeschichte von entscheidender Bedeutung für den Verteilungstyp sowie Lage und Ausprägung der Maxima ist.

Die folgenden Untersuchungen hatten das Ziel, Informationen über den Verlauf der Vertikalwanderung unter dem Einfluß verschiedener, zeitlicher Änderungen der Beleuchtungsstärke zu gewinnen.

Wechselnde Bewölkung, Nebelbildungen, der tägliche Gang der Sonne am wolkenlosen Himmel sind Ursache der verschiedenartigen Änderungen der Beleuchtungsstärke. Aus der Fülle der Möglichkeiten ist jedoch nur ein kleiner Teil für gleichzeitige Untersuchungen über die Vertikalwanderung geeignet. Die Forderung nach klar erfaßbaren Beleuchtungsverhältnissen, die sich während oder zwischen den Fangzeiten nicht in unregelmäßigem Wechsel ständig ändern, bestimmt die Auswahl. Diese Bedingung erschwert die Festsetzung und Planung der Untersuchungen außerordentlich, weil sich anfänglich günstige Untersuchungsbedingungen sehr schnell während der Planktonfänge verändern können und selten auch nur kurzfristig vorausszusehen sind.

Aus der Reihe zahlreicher Untersuchungen, die zum großen Teil frühzeitig abgebrochen werden mußten (ständiger Wechsel der Beleuchtung durch Wolkenauflöckerung am vorher fast gleichmäßig bedeckten Himmel oder Wolkenbildung am vorher wolkenlosen Himmel usw.), konnten insgesamt sechs bis zu einem sinnvollen Ende durchgeführt und ausgewertet werden.

Um die notwendige Stichprobenzahl aus jeder Tiefe zu erreichen, mußten die Planktonfänge aus zeitlichen Gründen auf die obere 3-m- oder 4-m-Zone beschränkt bleiben.

A. Untersuchungen über die End- bzw. Anfangsphase der Vertikalwanderung vor und nach Sonnenhöchststand bei wolkenlosem Himmel

Voruntersuchungen (vgl. auch Kap. IV) führten zu der Feststellung, daß die Abwärtswanderung an wolkenlosen Tagen spätestens 2 Stunden vor Sonnenhöchststand beendet ist (vgl. auch WORTHINGTON 1931, ELSTER 1936). Die Aufwärtswanderung konnte während der Voruntersuchungen spätestens 3 Stunden nach Sonnenhöchststand nachgewiesen werden.

1. Methodische Vorbemerkungen

Um Zufallsergebnisse auszuschalten, wurden die günstigen Witterungsbedingungen voll ausgenutzt und die Untersuchungen an fünf wolkenlosen Tagen wiederholt (29. August, 1., 3., 6., 7. September 1958). Die Fangzeiten waren: 7.30 bis 8.15, 8.30 bis 9.15, 11.45 bis 12.30, 14.15 bis 15.00, 15.00 bis 15.30 Uhr.

Insgesamt wurden aus jeder Tiefe 20 Stichproben (pro Tag 4) entnommen (= 40 Schöpfproben, 160 l). Eine Ausnahme gilt für die Fänge um 15.30 Uhr insofern, als die Zahl der Stichproben auf 10 beschränkt wurde.

2. Temperatur (in °C)

Tabelle 16

Tiefe	Datum				
	29. Aug.	1. Sept.	3. Sept.	6. Sept.	7. Sept.
0 m	19,2	20,3	21,0	20,5	20,8
1 m	19,2	19,4	19,6	19,4	19,5
2 m	19,2	19,3	19,3	19,3	19,4
3 m	18,6	18,7	18,8	18,7	18,9
4 m	18,3	18,4	18,5	18,5	18,3

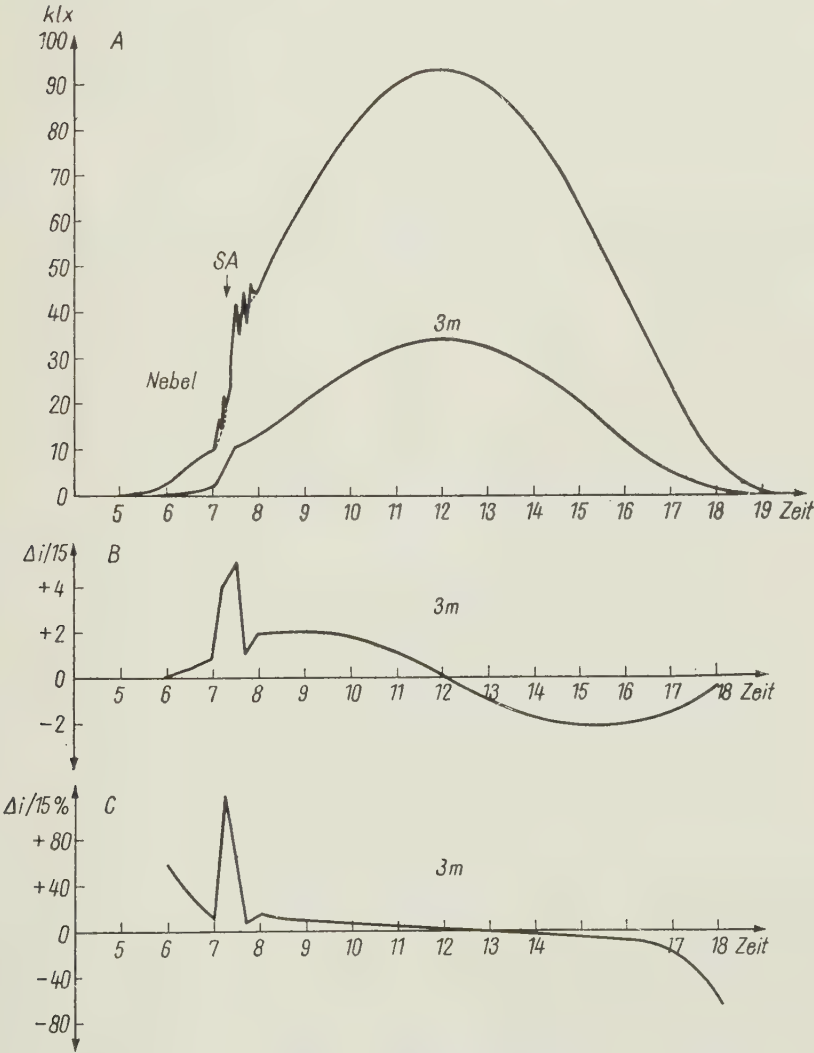


Abb. 51. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 6. September über der Wasseroberfläche und in 3 m Tiefe (A). Absolute Änderung der Beleuchtungsstärke in 3 m Tiefe (B). Relative Änderung der Beleuchtungsstärke in 3 m Tiefe (C).

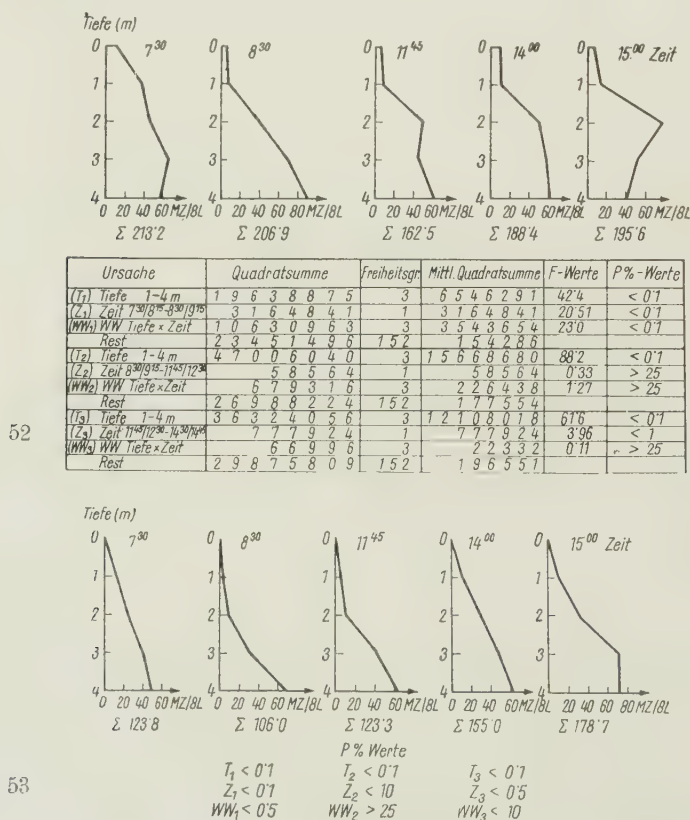
3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 51)

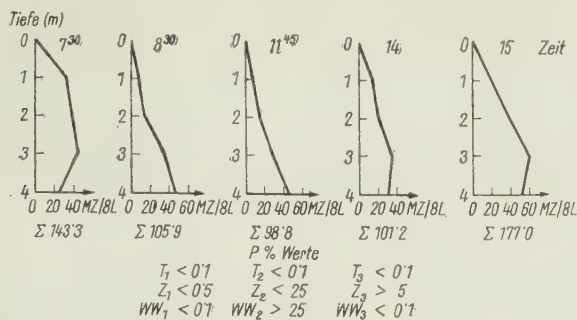
Für die fünf Untersuchungstage sind als Beispiel die Beleuchtungsverhältnisse vom 6. September 1958 dargestellt. Die Unterschiede gegenüber den anderen wolkenlosen Tagen sind allein durch den Sonnenstand bedingt und daher so gering, daß sie zu vernachlässigen sind.

Die in den frühen Morgenstunden über dem See liegende, dichte Nebeldecke verzögert zunächst die Zunahme der Beleuchtungsstärke. Nach 7 Uhr geraten die Nebelmassen in Bewegung, deren Auflockerung und erneute Zusammenballung zu starken, kurzfristigen Beleuchtungsunterschieden führt, die über dem Fangareal in anderer Weise verlaufen als über der Registrieranlage. Diese Schwankungen mußten daher mit einem Photoelement im Boot in behelfsmäßiger Weise ermittelt werden. Durch die punktiert in die Darstellung eingezeichnete Linie wird in grober Annäherung der mittlere Verlauf der Beleuchtungsstärke während dieses Zeitabschnittes angegeben, der auch den Berechnungen für die 3-m-Tiefe zugrunde liegt.

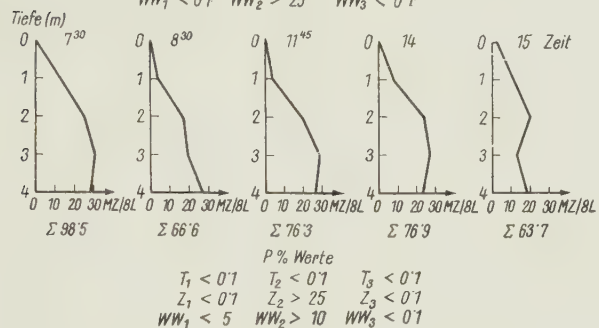
4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 52 bis 57)

Aus einer ersten Betrachtung der Vertikalverteilungen ergibt sich eine verhältnismäßig große Einheitlichkeit sowohl hinsichtlich der Gesamtfangzahl als auch des Verteilungsbildes zu den Zeiten: 8.30/9.15 Uhr, 11.45/12.30 Uhr und 14.15/

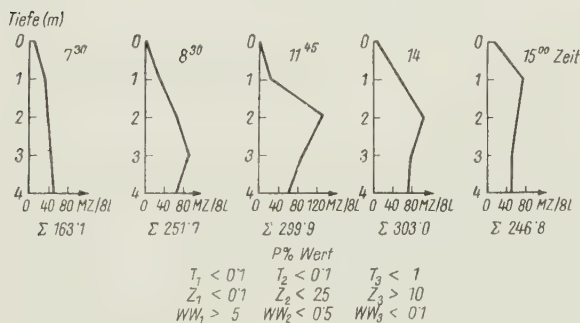
Abb. 52. *Daphnia longispina*.Abb. 53. *Bosmina longispina*.



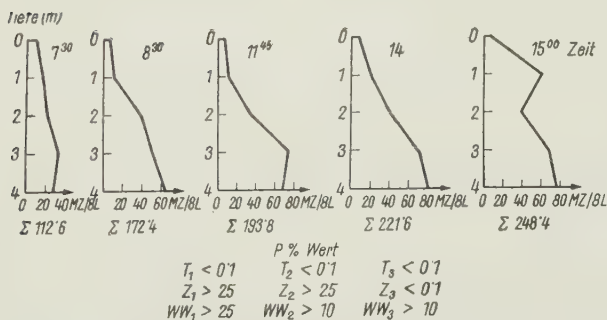
54



55



56



57

Abb. 54. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

Abb. 55. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 56. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.

Abb. 57. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

14.45 Uhr. Gegenüber diesen drei Verteilungsbildern unterschieden sich die beiden anderen, 7.30/8.15 Uhr und 15.00/15.30 Uhr, durch höhere Individuenzahlen in den oberen Schichten in auffallender Weise. Es ergibt sich somit, daß zwischen den Fangzeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr eine Abwärtswanderung, zwischen 14.15/14.45 Uhr und 15.00/15.30 Uhr eine Aufwärtswanderung stattgefunden haben muß. Damit sind die Möglichkeiten einer Information aus den Verteilungsbildern erschöpft. Erst eine statistische Prüfung kann entscheiden, mit welchen der weiterhin feststellbaren, kleineren Unterschieden zwischen den einzelnen Verteilungsbildern überhaupt gerechnet werden kann.

Die Ergebnisse zweier zeitlich aufeinanderfolgender Vertikalfänge (7.30/8.15 und 8.30/9.15 Uhr, 8.30/9.15 und 11.45/12.30 Uhr, 11.45/12.30 und 14.15/14.45 Uhr) werden unter Berücksichtigung der Fangzahlen aus den Tiefen 1 bis 4 m mit Hilfe der Varianzanalyse getestet¹⁾.

Eine ausführliche Interpretation des Analysenschemas sei am Beispiel der Fangergebnisse von *Daphnia longispina* (Abb. 52) durchgeführt.

Unter der Voraussetzung, daß ein Unterschied für $P \leq 1\%$ als statistisch gesichert, für $P > 5\%$ nicht gesichert ist, ergibt sich folgendes:

1. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr).
 - a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_1) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
 - b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den beiden Fangzeiten (Z_1) sind je Tiefe durchschnittlich signifikant.
 - c) Zwischen den Tiefen und Zeiten besteht eine signifikante Wechselwirkung (WW_1).
2. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 8.30/9.15 Uhr und 11.45/12.30 Uhr).
 - a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_2) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
 - b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den beiden Fangzeiten (Z_2) sind nicht gesichert.
 - c) Keine Wechselwirkung (WW_2).
3. VA (Prüfung der Fangergebnisse zwischen den Zeiten 11.45/12.30 Uhr und 14.15/15.00 Uhr).
 - a) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen (T_3) je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.
 - b) Die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den Zeiten (Z_3) sind je Tiefe durchschnittlich signifikant.
 - c) Keine gesicherte Wechselwirkung (WW_3).

Betrachtet man in dieser Weise die Ergebnisse aller Varianzanalysen, so ergibt sich zusammenfassend:

1. Die Unterschiede zwischen den Zeiten 7.30/8.15 Uhr und 8.30/9.15 Uhr sind — mit einer Ausnahme (Copepodite von *Eudiaptomus*) — je Tiefe durchschnittlich signifikant.
2. In keinem einzigen Fall sind die Unterschiede zwischen den Zeiten 8.30/9.15 Uhr und 11.45/12.30 Uhr gesichert.
3. Die Unterschiede zwischen den Zeiten 11.45/12.30 Uhr und 14.15/15.00 Uhr sind — mit zwei Ausnahmen (Weibchen und Juvenes von *Eudiaptomus*) — je Tiefe durchschnittlich signifikant.
4. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Tiefen je Zeitpunkt sind durchschnittlich signifikant.

¹⁾ Da die Fangserie 15.00/15.30 Uhr sich nur aus 10 Stichproben zusammensetzt, werden diese Ergebnisse nicht in die Varianzanalyse einbezogen. Auch die Fangzahlen der Oberflächenfänge liefern keine Informationen und bleiben daher ebenfalls bei der statistischen Analyse unberücksichtigt.

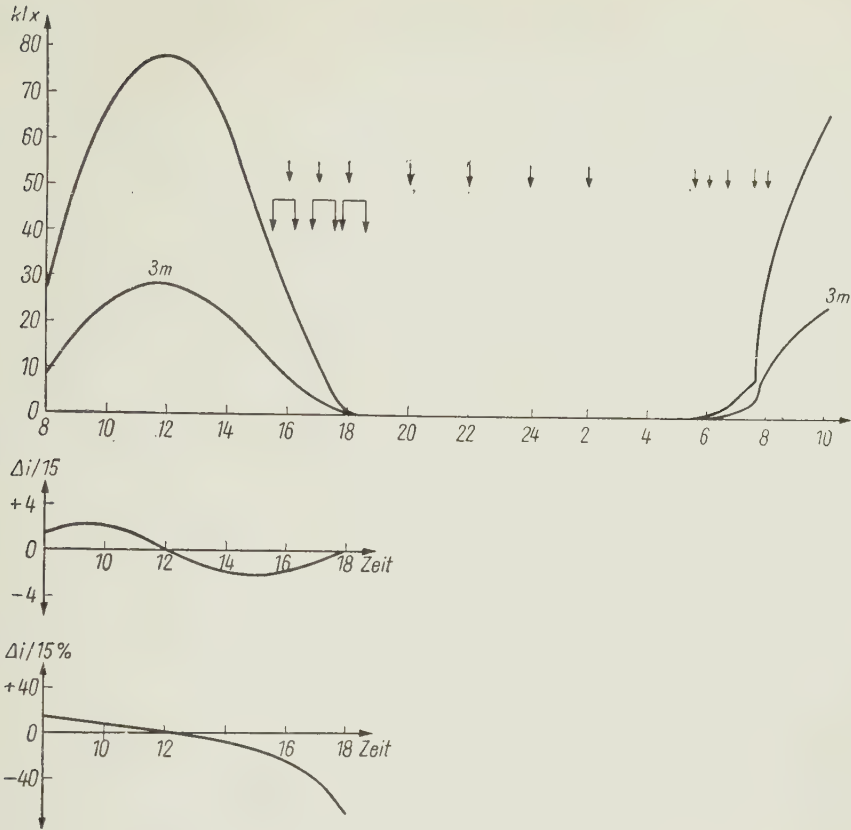


Abb. 58. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 29. September über der Wasseroberfläche und in 3 m Tiefe. Für die 3 m Tiefe wird die absolute Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min und die relative Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min angegeben. Die verbundenen Pfeile bezeichnen Fangabschnitte am 29. September. Die unverbundenen Pfeile geben die Fangzeiten für die Oberflächenfänge vom 30. September an (vgl. S. 443).

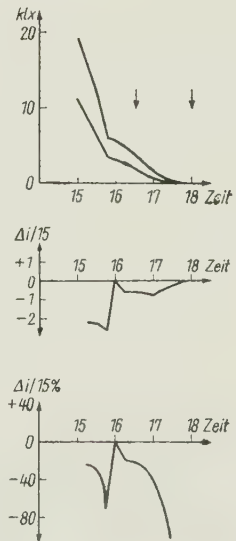


Abb. 59. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 5. Oktober über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Für die 1 m Tiefe sind die absolute und die relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min angegeben. Die Pfeile geben die Fangzeiten der Oberflächenfänge an (vgl. S. 443).

Zur Information über die Wechselwirkung ist zu bemerken, daß eine Änderung der Vertikalverteilung aufeinanderfolgender Zeiten grundsätzlich auf zweierlei Weise zustande kommen kann:

- a) durch wesentliche Unterschiede in jeder Tiefe,
- b) durch wesentliche Unterschiede in nur einigen Tiefen.

Der letzte Fall ist im allgemeinen realisiert und auch zu erwarten, besonders wenn die Fangzeiten relativ nahe beieinanderliegen. So werden beispielsweise bei einer Aufwärtswanderung am frühen Nachmittag wesentliche Unterschiede der Fangzahlen vor allem in den oberflächlicheren, vorher planktonarmen Wasserschichten zustande kommen. Eine mittlere Zone wird — zumindest eine gewisse Zeit — eine relativ konstante Individuenzahl ergeben, weil die aus dieser Tiefe nach oben wandernden Plankter von solchen ersetzt werden, die aus tieferen Schichten nachfolgen.

Aus den Analysen ergibt sich ferner, daß die Unterschiede der Fangzahlen zwischen den einzelnen Tiefen je Zeitpunkt durchschnittlich signifikant sind. Dieser Befund kennzeichnet die bereits in Kapitel IV geschilderte, typische Vertikalverteilung des Planktons besonders am Ende der Abwärtswanderung an wolkenlosen Tagen. Es war in diesem Zusammenhang auf die rasche Zunahme der Individuenzahlen mit zunehmender Tiefe in Richtung zum Maximum hingewiesen worden (vgl. S. 404, c), durch welche die durchschnittlich signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Tiefen zustande kommen.

Beide Informationen (Wechselwirkung: Tiefe $\times$ Zeit und Unterschiede zwischen den Tiefen je Zeitpunkt) sind im Zusammenhang mit den Untersuchungen über die Vertikalwanderung ohne weitere biologische Bedeutung und werden daher künftig nicht mehr berücksichtigt.

Damit beschränken sich die wesentlichen Aussagen auf die Unterschiede zwischen den Zeiten, und auf Grund der besprochenen Analysen ist es nun auch gerechtfertigt, die verhältnismäßig geringen Unterschiede zwischen den Verteilungsbildern von 11.45/12.15 Uhr und 14.15/14.55 Uhr als Aufwärtswanderung zu interpretieren.

Unter Berücksichtigung der Beleuchtungsverhältnisse ergibt sich nunmehr folgendes:

1. Zwischen 8.45/9.15 Uhr und 11.45/12.15 Uhr ist weder eine weitere Abwärts- noch eine Aufwärtswanderung nachzuweisen. Die relative Zunahme der Beleuchtungsstärke beträgt gegen 9 Uhr etwa 10 % und sinkt kontinuierlich ab. Die Beleuchtungsstärke innerhalb der 2- bis 3-m-Zone beträgt um 9 Uhr 20 bis 30 Klx und steigt dort bis zum Sonnenhöchststand auf 35 bis 45 Klx an.
2. Zwischen 7.30/8.15 Uhr und 8.45/9.15 Uhr muß nach Vorausgehendem die Abwärtswanderung zum Stillstand gekommen sein. Da um 7.30/8.15 Uhr noch zahlreiche Plankter in den oberflächlicheren Schichten anzutreffen waren, dürfte das Ende der Abwärtswanderung nach Sonnenaufgang zwischen 8 bis 9 Uhr bei einer relativen Zunahme der Beleuchtungsstärke von etwa 10 % zustande kommen.
3. Zwischen 11.45/12.15 Uhr und 14.15/15.00 Uhr hat bereits eine Aufwärtswanderung stattgefunden. Wie sich aus dem Verteilungsbild ergibt, sind die Unterschiede verhältnismäßig gering. Da über die Schwimmgeschwindigkeit der Plankter nichts ausgesagt werden kann, muß es offenbleiben, ob bereits kurz nach 12 Uhr eine langsame Aufwärtswanderung zu den Verteilungsunter-

schieden führte. Immerhin kann mit Sicherheit gesagt werden, daß die Aufwärtswanderung bereits bei einer relativen Abnahme der Beleuchtungsstärke von $< 10\%$ beginnt.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Untersuchungen mußten die folgenden jeweils innerhalb eines Tages abgeschlossen werden, da mit einer Wiederholung bestimmter Beleuchtungsverhältnisse (Ausnahme wolkenlose Tage) nie gerechnet werden konnte.

Damit wird die Zahl der möglichen Stichprobenwiederholungen erheblich reduziert, so daß die Wahrscheinlichkeit für Zufallsergebnisse wächst. Aus diesem Grunde werden die Untersuchungen auf extrem verschiedene Beleuchtungsverhältnisse beschränkt, um trotz dieser Mängel wesentliche Unterschiede im Verhalten der Plankter erfassen zu können.

Bei der statistischen Analyse werden im folgenden die Fangergebnisse aus allen Zeiten zusammengefaßt (vgl. Abb. 60) und zunächst einmal allgemein auf signifikante Unterschiede zwischen den Zeiten (z) geprüft. Sind zwischen den Zeiten gesicherte Unterschiede festgestellt worden, so erfolgt in bestimmten Fällen eine Prüfung, zwischen welchen Zeiten diese Unterschiede realisiert sind. Der hierfür verwendete Test beruht auf der Bestimmung der Minstdifferenz zwischen den Summen der Fangzahlen zu den einzelnen Zeiten. Normalerweise verwendet man zur Berechnung der Minstdifferenz STUDENTS t . Beim simultanen Vergleich mehrerer Summen nimmt man jedoch vorsichtigerweise statt $t/\sqrt{2}$ die sogenannte studentisierte Varianzbreite (IHM, schriftliche Mitteilung)

$$D_{1\%} = W_{1\%}; \nu \cdot \sqrt{\frac{s^2(\text{Rest})}{q}} \quad (\text{vgl. Anhang S. 451})$$

B. Untersuchungen bei kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke an einem wolkenlosen Tag

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 29. September 1958 (Witterung: windstill) innerhalb dreier Zeitabschnitte: 15.30/16.15 Uhr, 16.45/17.30 Uhr und 17.45/18.30 Uhr in den Tiefen 0 bis 3 m durchgeführt. Aus jeder Tiefe wurden vier Stichproben (32 l) entnommen. Alle Tiefen sind in die Varianzanalyse einbezogen.

2. Temperatur

Tabelle 17

Tiefe/m	0	1	2	3
° C	13,8	13,1	13,0	12,7

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 58)

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 60 bis 65)

Vergleicht man die Unterschiede der Vertikalverteilungen zwischen den einzelnen Zeiten sowohl hinsichtlich der Gesamtfangzahl als auch des Verteilungsbildes, so ergeben sich bedeutende Unterschiede, die in allen Fällen statistisch gesichert sind ($P < 0,1\%$) und durch die schnelle Aufwärtswanderung des Planktons zustande gekommen sind.

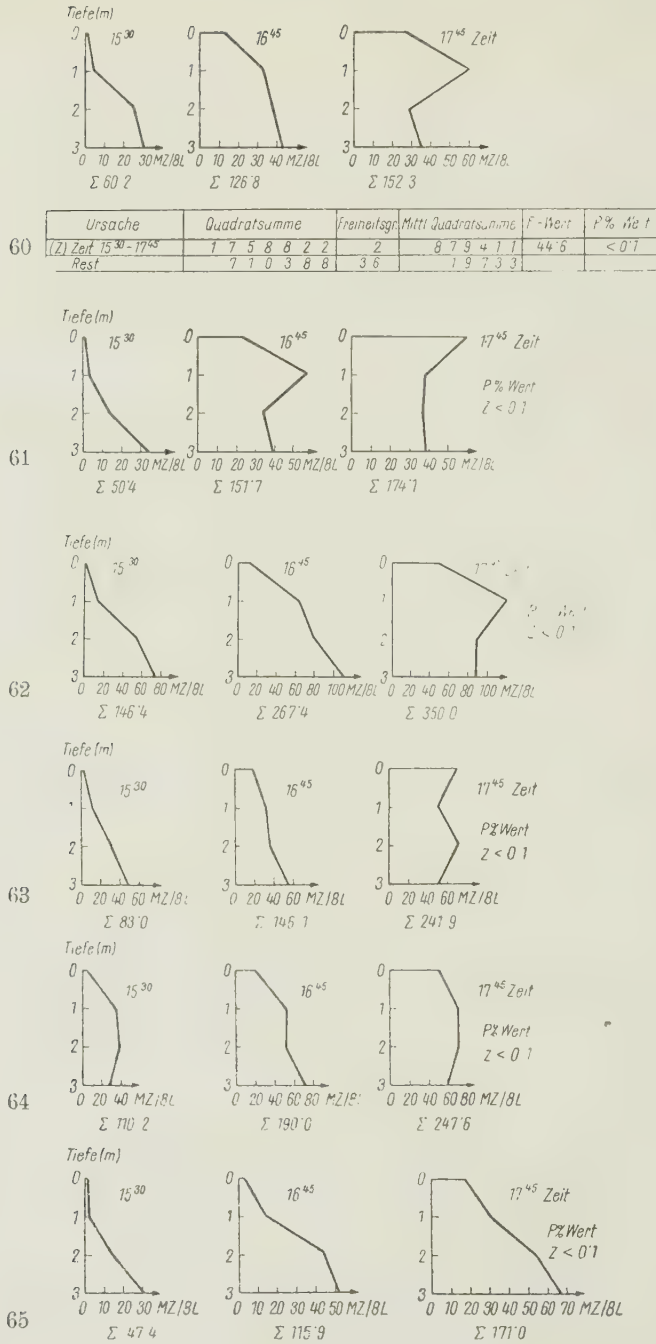


Abb. 60. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

Abb. 61. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 62. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.

Abb. 63. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

Abb. 64. *Daphnia longispina*

Abb. 65. *Bosmina longispina*

C. Untersuchungen bei plötzlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 17. Juni 1958 (Witterung: geringe Luftbewegung) um 12.30 Uhr kurz vor Beginn und um 14 Uhr nach etwa einstündiger Verdunkelung der Sonne durch eine dichte Wolkenwand in den Tiefen 0 bis 4 m durchgeführt. Aus jeder Tiefe wurden vier Stichproben entnommen.

2. Temperatur

Tabelle 18

Tiefe/m	0	1	2	3
° C	17,4	16,4	15,0	14,1

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 66)

Am 17. Juni kam es um die Mittagszeit des vorher wolkenlosen Tages von Süden her zu einer raschen Gewitterwolkenbildung, durch welche die Sonne ab 13 Uhr verdeckt wurde. Dadurch sank die Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche fast augenblicklich von 150 Klx auf 35 Klx. Bis 14.15 Uhr blieb die Sonne, von kurzfristigen Unterbrechungen abgesehen, verdeckt. Bei den Angaben über den Verlauf der Beleuchtungsstärke in 1 m und 2 m Tiefe wurden sie daher nicht berücksichtigt.

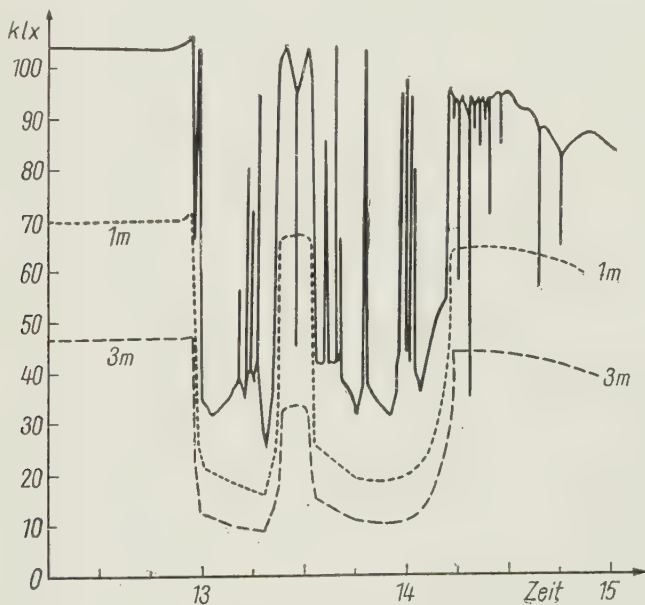


Abb. 66. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 17. Juni 1958 über der Wasseroberfläche, in 1 m und 3 m Tiefe.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 67 bis 73)

Die Unterschiede der Verteilungsbilder sind in allen Fällen im Sinne einer Aufwärtswanderung zu deuten. Die VA führt — neben zwei Ausnahmen: *Eudiaptomus* *Copepodite* und *Bosmina* — in der Mehrzahl zu gesicherten Unterschieden. Auf-

fallend ist die starke Ansammlung der Weibchen von *Cyclops tatricus* unmittelbar unter der Wasseroberfläche. Diese Erscheinung hielt ich zunächst für ein Zufallsergebnis, erklärbar durch eine besonders ausgeprägte Schwarm- oder Wolkenbildung (vgl. SCHRÖDER 1959, S. 4). Durch eine unmittelbare Beobachtung mit Hilfe der bis in 50 cm Tiefe eingetauchten, weißen Secchischeibe, auf welcher sich jedes Einzeltier deutlich abhob, konnte ich mich überzeugen, daß die starke Ansammlung sich auch auf Gebiete außerhalb des Areals erstreckte. In diesem Zusammenhang ist zu berücksichtigen, daß die *Cyclops*-Weibchen im Juni zahlenmäßig alle übrigen Plankter übertrafen, um 12.30 Uhr bereits in verhältnismäßig geringer Tiefe anzutreffen waren und schließlich, daß sie zu den schnellsten Schwimmern des betrachteten Crustaceenplanktons gehören.

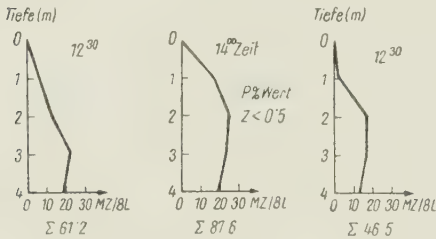


Abb. 67.

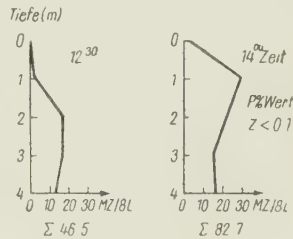
Eudiaptomus gracilis ♀♀.

Abb. 68.

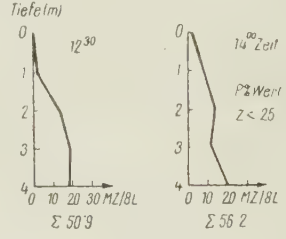
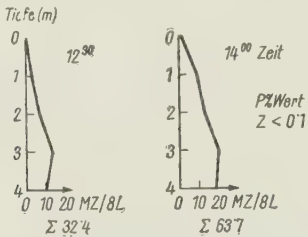
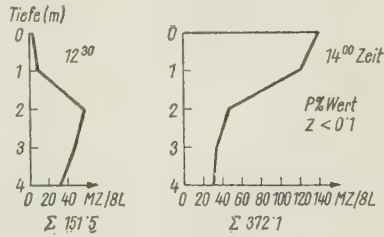
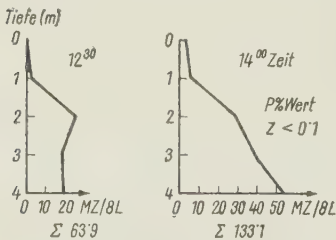
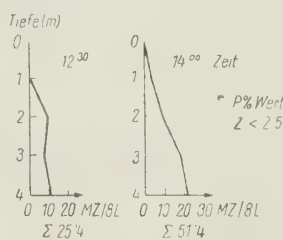
Eudiaptomus gracilis ♂♂.

Abb. 69.

Eudiaptomus gracilis Copepodites.Abb. 70. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.Abb. 71. *Cyclops tatricus* ♀♀.Abb. 72. *Daphnia longispina*.Abb. 73. *Bosmina longispina*.

D. Untersuchungen bei plötzlicher und anschließend weiterer, aber langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 1. Oktober 1958 zwischen 14.15/15.00 Uhr, 15.45/16.30 Uhr und 18.00/18.30 Uhr bis in eine Tiefe von 4 m durchgeführt, wobei jeweils fünf Stichprobenwiederholungen möglich waren.

2. Temperatur

Tabelle 19

Tiefe/m	0	1	2	3	4
° C	15,0	13,4	13,2	12,8	12,8

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 74)

Am 1. Oktober kam es infolge eines Föhneinbruchs von Süden her zu Wolkenbildungen, durch welche die Sonne ab 15 Uhr verdeckt wurde. Die Beleuchtungsstärke sank dabei fast spontan von 47 Klx auf 10 Klx über der Wasseroberfläche.

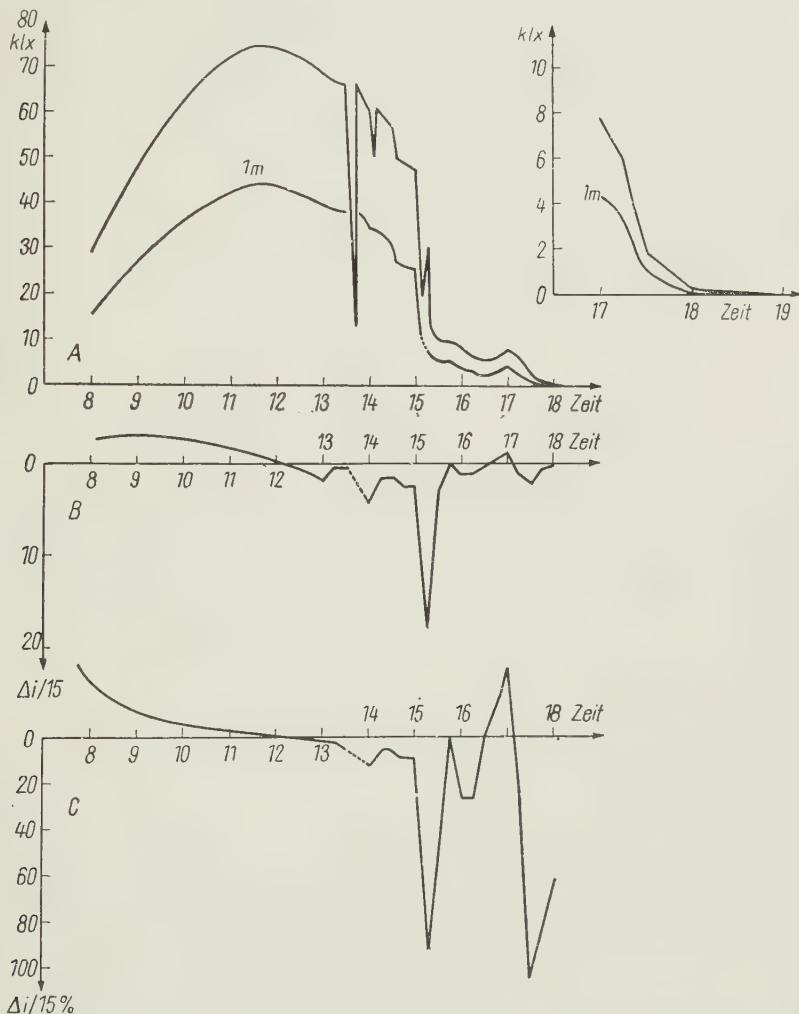


Abb. 74. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 1. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe (A).

Verlauf der absoluten Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min für die 1 m Wassertiefe (B).
Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min für die 1 m Wassertiefe (C).

Ab 17 Uhr erfolgte eine kontinuierliche Abnahme der Beleuchtungsstärke bis zur Dunkelheit gegen 18.15 Uhr.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 75 bis 80)

Nach der Beurteilung der Verteilungsbilder ergibt sich in der Regel zwischen dem ersten und zweiten Verteilungsbild ein größerer Unterschied als zwischen dem zweiten und dritten. Die statistische Analyse führt zunächst zu gesicherten Unterschieden zwischen den Zeiten (Ausnahme: *Eudiaptomus* Copepodite und Juvenes). Darüber hinaus folgt nach der Ermittlung der kritischen Summendifferenz, daß die wesentlichen Unterschiede ausschließlich zwischen 14.15/15.00 Uhr und 15.45/16.30 Uhr realisiert sind (vgl. Anhang S. 452). Das bedeutet, daß der plötzliche Abfall der Beleuchtungsstärke zu einer merkbaren Aufwärtswanderung geführt hat, während trotz andauernder, aber nur langsamer Abnahme der Beleuchtungsstärke, keine weitere Aufwärtswanderung nachgewiesen werden kann.

E. Untersuchungen bei kontinuierlicher Zunahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 9. Oktober 1958 zwischen 7.00/7.45 Uhr, 8.00/8.45 Uhr, 9.30/10.15 Uhr und 10.30/11.15 Uhr durchgeführt. Die bis in eine Tiefe

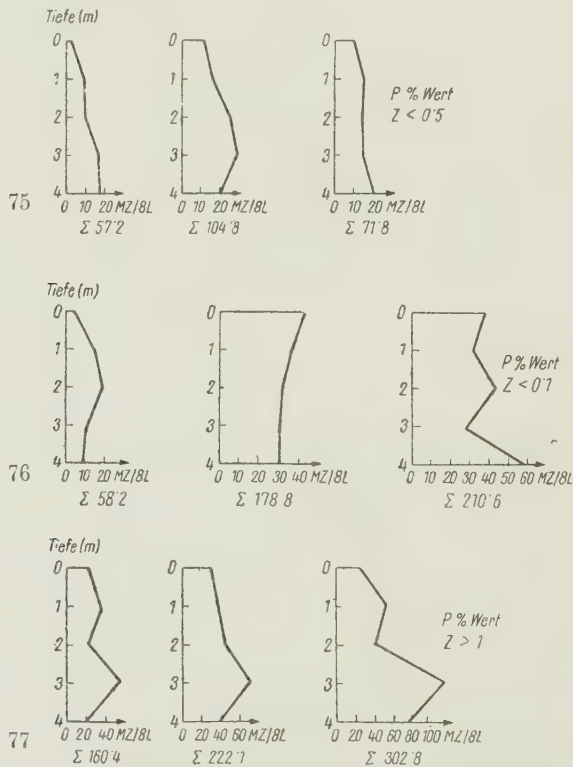
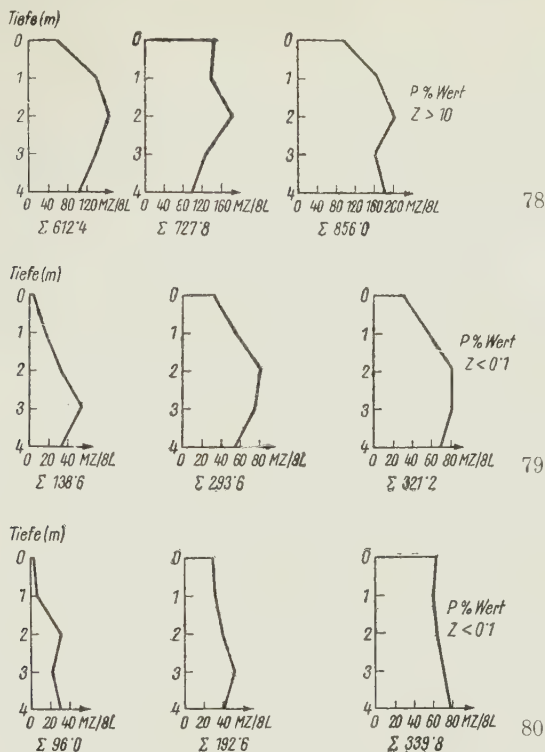


Abb. 75. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀. Abb. 76. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 77. *Eudiaptomus gracilis* Copepodites.

Die 3 Verteilungsbilder entsprechen jeweils den Zeiten 14.15, 15.45 und 18.00 Uhr.

Abb. 78. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.Abb. 79. *Daphnia longispina*.Abb. 80. *Bosmina longispina*.

Die 3 Verteilungsbilder entsprechen jeweils den Zeiten 14.15, 15.45 und 18.00 Uhr.

von 4 m ausgedehnten Planktonfänge konnten jeweils sechsmal wiederholt werden (48 l). In die statistische Analyse wurden die Tiefen 0 bis 3 m einbezogen.

2. Temperatur

Tabelle 20

Tiefe/m	0	1	2	3	4
° C	15,0	14,4	13,8	13,6	13,3

3. Beobachtungsverhältnisse (Abb. 81)

Am 9. Oktober war der Himmel fast gleichmäßig bedeckt. Gegen 9 Uhr begann die Wolkendecke heller zu werden. Die ersten Wolkenlücken wurden gegen 10.30 Uhr sichtbar, ohne daß die direkte Sonnenstrahlung vor Beendigung der Untersuchungen auf den See gelangte.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 82 bis 86)

Die Verteilungsbilder sind in der Regel zu allen Fangzeiten verhältnismäßig einheitlich. Größere Unterschiede ergeben sich lediglich in zwei Fällen: *Bosmina* und *Daphnia*, die als einzige statistisch zu sichern sind. Eine deutliche Abwärts-wanderung ist somit unter den herrschenden Beleuchtungsverhältnissen nicht nach-

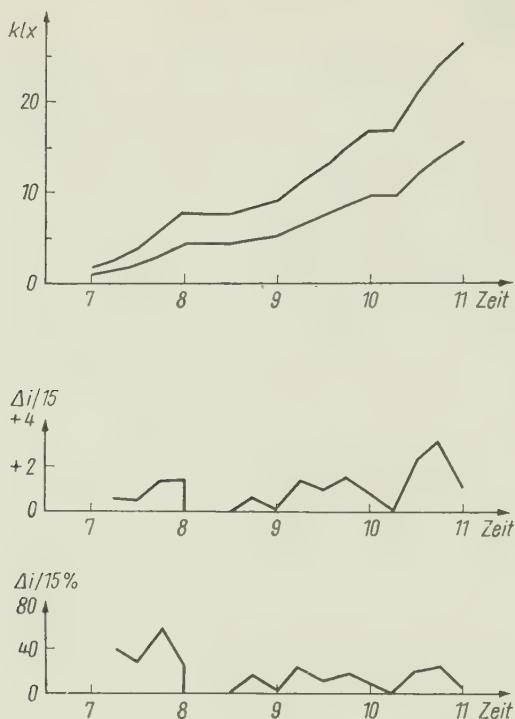


Abb. 81. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 9. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Darunter die absolute und relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min.

zuweisen. Die Tatsache, daß die Unterschiede der Verteilungsbilder gerade bei den Cladoceren erheblicher sind, kann jedoch als Hinweis gewertet werden, daß die Bedingungen für eine Abwärtswanderung gegeben sind, und daß das Geschehen lediglich durch die bisher geringe Wanderamplitude einerseits und die grobe Fangmethodik (1 m Abstand der Fänge!) verborgen bleibt.

F. Untersuchungen bei fast kontinuierlicher Abnahme der Beleuchtungsstärke bei bedecktem Himmel

1. Methodische Vorbemerkungen

Die Planktonfänge wurden am 8. Oktober (Witterung: windstill) in den Zeitabschnitten 14.15/15.00 Uhr, 15.30/16.30 Uhr, 17.30/18.15 Uhr und 20.00/20.45 Uhr bis in eine Tiefe von 3 m durchgeführt. Pro Metertiefe wurden sechs Stichproben entnommen.

2. Temperatur

Tabelle 21

Tiefe/m	0	1	2	3
° C	15,5	14,6	13,8	13,6

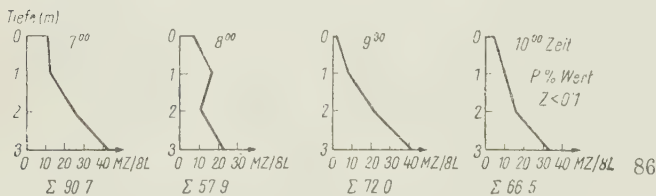
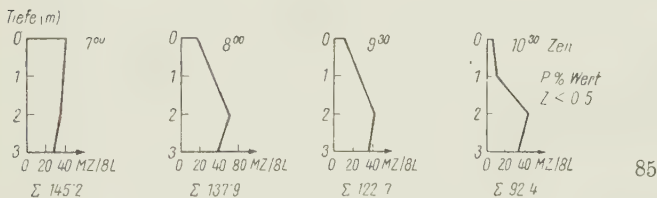
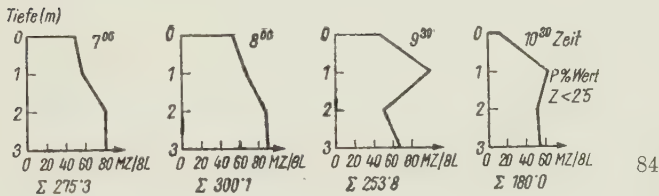
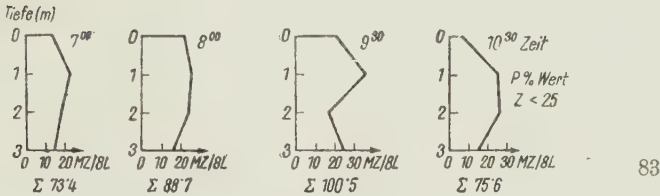
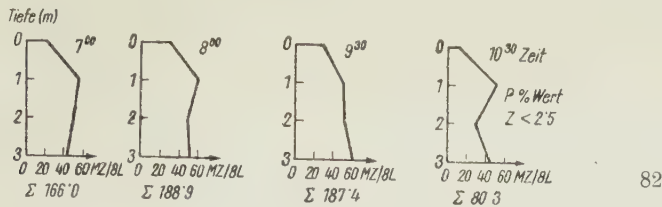


Abb. 82. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

Abb. 83. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 84. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.

Abb. 85. *Daphnia longispina*.

Abb. 86. *Bosmina longispina*.

3. Beleuchtungsverhältnisse (Abb. 87)

Am 8. Oktober war der Himmel fast gleichmäßig von tiefhängenden Wolken bedeckt. Die Beleuchtungsstärke betrug um die Mittagszeit etwa 20 Klx. Zwischen 13 bis 14 Uhr wurde es dunkler. Um 14 Uhr wurden nur noch 5 Klx registriert.

Dieser Wert blieb bis 16.00 Uhr erhalten. Dann sank die Beleuchtungsstärke gleichmäßig weiter ab bis zu völliger Dunkelheit gegen 19.15 Uhr.

4. Interpretation der Fangergebnisse (Abb. 88 bis 92)

Die Verteilungsbilder sind mit einer Ausnahme durch eine verhältnismäßig große Einheitlichkeit gekennzeichnet. Lediglich im Falle der Daphnien können Unterschiede gesichert werden, die jedoch nicht in aufeinanderfolgenden Zeiten zustande gekommen sind (vgl. Anhang S. 453). Es besteht daher die Möglichkeit, daß eine langsame Wanderung von Anfang an stattgefunden hat, die erst über einen längeren Zeitraum zu wesentlichen Unterschieden des Verteilungsbildes geführt hat.

Überblickt man die geschilderten Untersuchungen, so ergibt sich zunächst fol-

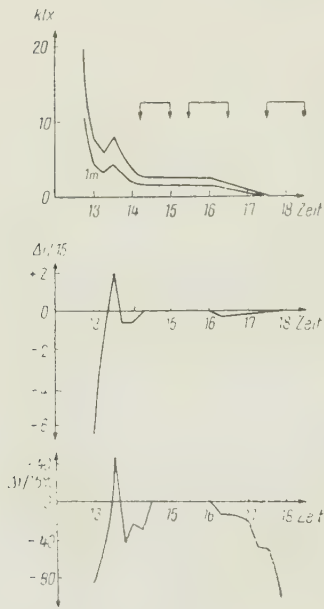
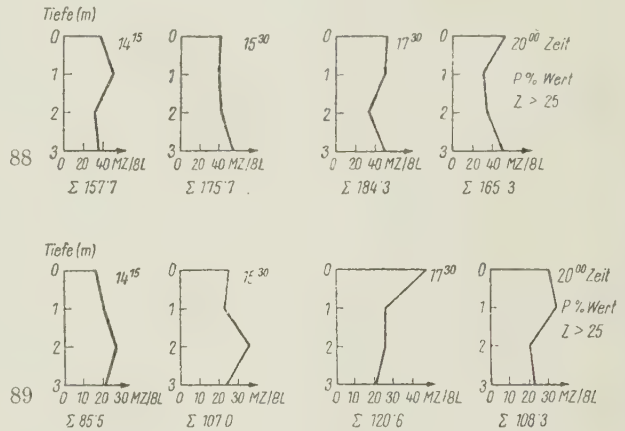


Abb. 87. Verlauf der Beleuchtungsstärke am 8. Oktober 1958 über der Wasseroberfläche und in 1 m Tiefe. Für die 1 m Tiefe sind die absolute und relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min angegeben.

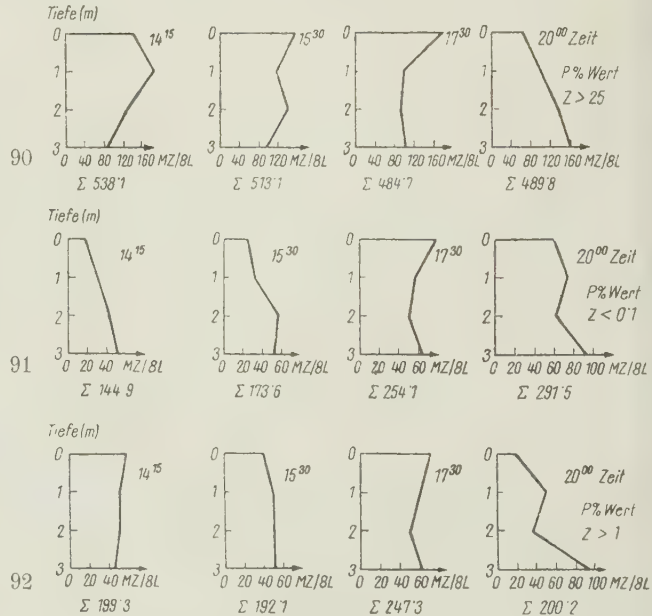


Abb. 88. *Eudiaptomus gracilis* ♀♀.

Abb. 89. *Eudiaptomus gracilis* ♂♂.

Abb. 90. *Eudiaptomus gracilis* Juvenes.

Abb. 91. *Daphnia longispina*.

Abb. 92. *Bosmina longispina*.

gendes: In allen Fällen war die gleiche Fangmethodik angewendet worden. Die zeitlichen Unterschiede aufeinanderfolgender Fänge waren so bemessen, daß ein Vergleich der verschiedenen Untersuchungen nicht beeinträchtigt werden kann. Auch die Wassertemperaturen zeigten nur geringfügige Unterschiede. Schließlich war die Witterung ebenfalls in allen wesentlichen Punkten gleich, mit Ausnahme der Beleuchtungsverhältnisse. Damit scheint mir der Vergleich der verschiedenen Untersuchungen unter dem Aspekt der Beleuchtungsverhältnisse gerechtfertigt.

Die nach allgemeinen Gesichtspunkten vorgenommene Interpretation der Fangergebnisse stützt sich unter Zuhilfenahme der statistischen Analyse lediglich auf einige wenige, aber sehr wesentliche Kriterien (vgl. S. 446). Auf diese Weise konnte in einigen Untersuchungen eine Wanderung eindeutig nachgewiesen werden, während in anderen Untersuchungen ein ebensolcher Nachweis nicht möglich war. Wenn auch in letzterem Fall selbstverständlich nicht entschieden werden kann, ob tatsächlich keine Wanderung erfolgte oder eventuell eine solche mit nur geringer, nicht mehr erfaßbarer Wanderamplitude, so reicht diese Information für den Vergleich mit anderen Untersuchungen vollkommen aus.

Der Versuch eines exakten Vergleichs der verschiedenen Untersuchungen soll im folgenden Kapitel unternommen werden.

VII. VERGLEICH DER FANGERGEBNISSE VERSCHIEDENER UNTERSUCHUNGEN

Jede der zu vergleichenden Untersuchungen kann durch die Unterschiede der Gesamtfangzahl aufeinanderfolgender Planktonfänge gekennzeichnet werden. Diese Differenz ist somit ein Kriterium für das Ausmaß der Wanderung und kann als Vergleichsbasis für verschiedene Untersuchungen herangezogen werden. Da die Untersuchungen auf einer verschiedenen Anzahl von Stichprobenwiederholungen beruhen, müssen die Summendifferenzen (vgl. Anhang S. 451 ff.) auf die Fangeinheit (Stichprobe, 8 l) bezogen werden. In Abb. 93 ist für je zwei aufeinanderfolgende

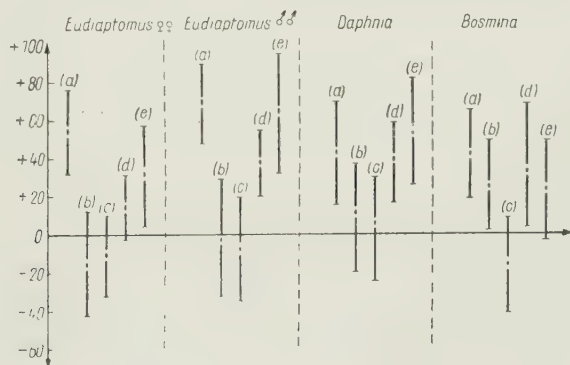


Abb. 93. Zum Vergleich verschiedener Untersuchungen (29. September, 1., 8. Oktober, 17. Juni 1958 vgl. Tabelle 22).

Jede einzelne Untersuchung ist gekennzeichnet durch den Unterschied der Fangzahlen (log transf. Wert der mittleren Fangzahl/8 l) zwischen den in Tabelle 7 angegebenen Zeiten. Es bedeuten + Zunahme (Aufwärtswanderung); — Abnahme (Abwärtswanderung) der Individuenzahlen. Beiderseits des durch einen Punkt angegebenen Unterschieds ist das Konfidenzintervall (vgl. Anhang S. 451) eingezeichnet.

Planktonfänge verschiedener Untersuchungen¹⁾ der Unterschied der logarithmisch transformierten, mittleren Individuenzahl/8 l und dessen Konfidenzintervall angegeben. Letzteres erhält man aus der Differenz der mittleren Individuenzahl aufeinanderfolgender Untersuchungen $\pm$ der kritischen Differenz (W 1% vgl. Anhang). Dabei nimmt man an, daß in dem so erhaltenen Intervall die wahre Differenz liegt. Überschneiden sich die Konfidenzintervalle zweier festgestellter Unterschiede, so kann die Frage nach wesentlichen Abweichungen zwischen beiden nicht mit Sicherheit entschieden werden.

Aus den einzelnen Untersuchungen wurden jeweils charakteristische Unterschiede zweier aufeinanderfolgender Fangergebnisse ausgewählt, für welche in Tabelle 22 die wichtigsten Daten der Beleuchtungsverhältnisse in dem entsprechenden Zeitabschnitt für die Tiefen 1 m und 4 m angegeben sind.

Tabelle 22. Zusammenstellung der wichtigsten Daten für die Untersuchungen vom 17. Juni, 6., 29. September, 1., 8. Oktober 1958. Die zwischen den Fangzeiten der einzelnen Untersuchungen festgestellten Unterschiede der Individuenzahlen sind in Abb. 93 angegeben

Datum	Fangzeiten	Dauer der Beleuchtungsänderung (Minuten)	Beleuchtungsstärke (Klx) zur Zeit des 1. und 2. Planktonfanges in 1 und 4 m Tiefe	Mittelwert der Beleuchtungsstärke 1 + 4 m (Klx)	Mittlere rel. Änderung der Beleuchtungsstärke pro 15 min	Temperatur °C			
						0 m	1 m	2 m	3 m
6. 10.	11.45/12.30 bis 14.15/15.00 (~ 150 min)	150	1 m 58 26 4 m 26 11,4	42,0—18,7	~ 4%	20,5	19,4	19,3	18,7
29. 10. (a)	15.30/16.15 bis 16.45/17.30 (~ 75 min)	75	1 m 21,7 5,3 4 m 10,0 2,5	15,8— 3,9	~ 30%	13,8	13,1	13,0	12,7
1. 10. (b)	15.45/16.30 bis 18.00/18.30 (~ 120 min)	60	1 m 4,3 0,1 4 m 1,7 0,04	3,0— 0,07	~ 50%	15,0	13,4	13,2	12,8
8. 10. (c)	15.30/16.15 bis 17.30/18.15 (~ 120 min)	90	1 m 1,6 0,3 4 m 0,6 0,11	1,1— 0,2	~ 30%	15,5	14,6	13,8	13,6
17. 6. (d)	12.30/13.15 bis 14.00/14.15 (~ 90 min)	spontan	1 m 70 23 4 m 40 10,8	55 —18,9	~ 30% spontan	17,4	16,4	15,0	14,1
1. 10. (e)	14.15/15.00 bis 15.45/16.30 (~ 90 min)	15	1 m 26 7 4 m 11 3	18,5— 5,0	~ 30%	15,0	13,4	13,2	12,8

¹⁾ Berücksichtigt werden nur die Vertreter des Planktons, die zur Zeit aller Untersuchungen in ausreichender Menge vorhanden waren und zu den ausgeprägten Wanderern gehören.

Wie sich aus Tabelle 22 ergibt, ist die relative Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min zwischen den angegebenen Fangzeiten innerhalb der einzelnen Untersuchungen von annähernd gleicher Größe (ausgenommen am 6. September). Dennoch ergeben sich (vgl. Abb. 93) zum Teil bedeutende Unterschiede zwischen den einzelnen Untersuchungen. Sie sind besonders auffallend bei den Weibchen und Männchen von *Eudiaptomus gracilis*, wenn man die Untersuchungen vom 29. September und 1. bzw. 8. Oktober vergleicht.

Während die Unterschiede aufeinanderfolgender Fangzeiten am 29. September eindeutig einer Aufwärtswanderung zuzuschreiben sind (vgl. auch S. 431), kann man am 1. und 8. Oktober nicht entscheiden, ob überhaupt eine Wanderung zustande gekommen ist. Da die Unterschiede in diesen Fällen auf einer, wenn auch geringen Abnahme, der Individuenzahlen beruhen, besteht immerhin die Sicherheit, daß eine wesentliche Aufwärtswanderung nicht stattgefunden haben kann.

Bedeutendere Unterschiede ergeben sich wieder bei spontanem Abfall der Beleuchtungsstärke am 1. Oktober bzw. 17. Juni. Da sich die Konfidenzintervalle der festgestellten Summendifferenzen dieser Tage mit jenen vom 29. September überschneiden, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob auch zwischen den Untersuchungen wesentliche Unterschiede bestehen. Die Aufwärtswanderung bei plötzlichem Abfall der Beleuchtungsstärke scheint jedoch geringer zu sein als bei kontinuierlicher Abnahme am 29. September.

Bei den Cladoceren finden sich alle diese geschilderten Unterschiede zwischen den entsprechenden Untersuchungen weniger scharf ausgebildet: Die Konfidenzintervalle überschneiden sich in den meisten Fällen. Immerhin sind die wesentlichen Unterschiede in entsprechender Weise wie bei den Eudiaptomiden angedeutet. Es kann nicht entschieden werden, weshalb die Unterschiede bei den Cladoceren weniger scharf ausgeprägt sind. Unter Berücksichtigung der mehrfach erwähnten, höheren Empfindlichkeit der Cladoceren gegenüber den Copepoden, ist es jedoch verständlich, bei *Daphnia* und *Bosmina* unter bestimmten Bedingungen (vgl. 1. Oktober) noch beträchtliche Unterschiede im Sinne einer Aufwärtswanderung feststellen zu können, während bei *Eudiaptomus* keine Anzeichen für ein ebensolches Verhalten vorhanden sind.

Infolge der geringen Anzahl der angeführten Untersuchungen und der trotz aller geschilderten Maßnahmen immer noch bestehenden Fehlermöglichkeiten ist es nicht angebracht, auf weitere Einzelheiten, die sich aus dieser Zusammenstellung ergeben, einzugehen. Eine sehr wesentliche Aussage scheint mir jedoch gerechtfertigt zu sein: Das Ausmaß der Vertikalwanderung hängt nicht allein vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit ab, wenn diese Änderungen kontinuierlich verlaufen. Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß bei gleicher, relativer Änderung der Beleuchtungsstärke/15 min dann eine Wanderung nachgewiesen werden konnte, wenn die Beleuchtungsstärke verhältnismäßig hoch war. Bei sehr niedrigen Beleuchtungsstärken führte selbst eine hohe relative Änderung zu keiner nachweisbaren Wanderung. Darüber hinaus ergab sich, daß bei hoher Beleuchtungsstärke (nach Sonnenhöchststand) bei einer mittleren Abnahme von 4 % bereits eine Aufwärtswanderung festgestellt werden konnte (vgl. 6. September in der Tabelle).

Eine weitere Untersuchung, die am 30. September und 5. Oktober bei fast gleichen Wassertemperaturen durchgeführt wurde, veranschaulicht diesen Unterschied in besonderer Weise. Die Planktonfänge wurden an beiden Tagen auf die Oberflächenschicht (0 bis 30 cm) beschränkt und hier mit Hilfe eines gewöhnlichen Wassereimers von 10 l Inhalt vorgenommen. Zu den angegebenen Zeiten wurden jeweils 100 l Wasser geschöpft (jeweils 10 l an verschiedenen Stellen des Areals).

Nach Abschluß der Untersuchungen wurden die fixierten und sedimentierten Fangproben in ihren Sammeltuben entsprechend der zeitlichen Reihenfolge aufgestellt und photographiert (Abb. 94/95). Die wesentlichen Angaben über die Beleuchtungsverhältnisse sind in Tabelle 23 zusammengestellt:

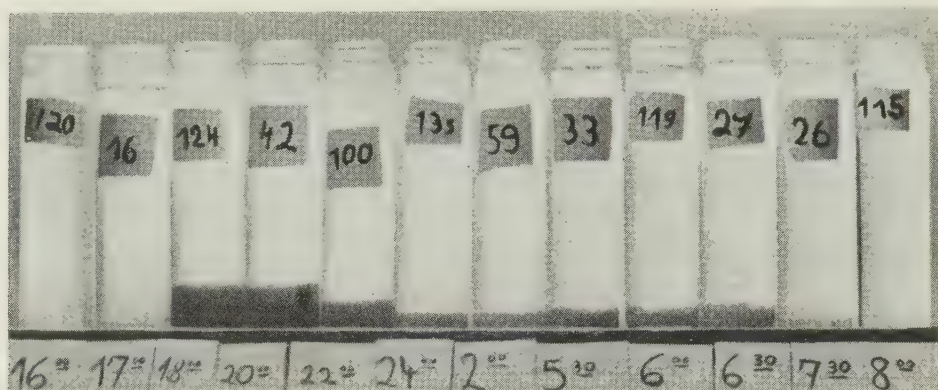


Abb. 94. Sedimentierte Planktonproben/100 l. Die Schöpfproben wurden knapp unter der Wasseroberfläche (0 bis 30 cm) innerhalb des Fangareals vom treibenden Boot aus am 30. September zu folgenden Zeiten vorgenommen: 16.00, 17.00, 18.00, 20.00, 22.00, 24.00, 2.00, 5.20, 6.00, 6.30, 7.30 und 8.00 Uhr. Beleuchtungsverhältnisse Abb. 58.

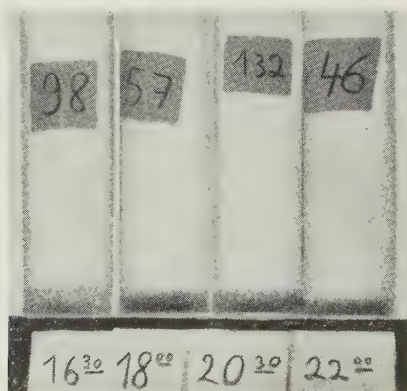


Abb. 95. Legende wie Abb. 94. Die Fänge wurden am 5. Oktober zu den Zeiten 16.30, 18.00, 20.30 und 22.00 Uhr durchgeführt. Beleuchtungsverhältnisse Abb. 59.

Tabelle 23

Datum	Beleuchtungsstärke (Klx) 16—18 Uhr für 1 m u. 4 m	Mittelwert der Beleuchtungsstärke 1—4 m (Klx)	Mittelwert der rel. Änderung.
30. Sept.	13,8—0,96 5,7—0,37	9,7 —0,7	50%
5. Okt.	3,2—< 0,01 ¹⁾ 1,3—<< 0,01 ¹⁾	2,25—< 0,01 ¹⁾	>50%

¹⁾ Nicht mehr genau meßbar.

Den fast gleichbleibenden Planktonmengen zu den verschiedenen Zeiten am 5. Oktober stehen die bedeutenden Unterschiede vom 30. September gegenüber (Abb. 94). Berücksichtigt man, daß um die Mittagszeit des wolkenlosen Tages (30. September) zumindest die obere 1-m-Wasserschicht praktisch planktonfrei war, während am 5. Oktober das Plankton auch diese oberflächlichere Zone bis zum Wasserspiegel bevölkerte, so wird der Unterschied um so bemerkenswerter. Eine bereits geringe Wanderamplitude hätte am 5. Oktober rasch zu einer Stauung des Planktons an der Wasseroberfläche führen können. Am 30. September mußte das Plankton eine Strecke von mindestens 1 bis 2 m zurücklegen, um die Wasseroberfläche zu erreichen.

Der Vergleich beider Untersuchungen bestätigt, daß das Ausmaß der Wanderung nicht vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit abhängt, wenn diese Änderungen in kontinuierlicher Weise erfolgen.

Unter dem Einfluß einer hohen, absoluten Beleuchtungsstärke konnte bei hoher relativer Änderung stets eine Wanderung nachgewiesen werden. Bei gleichen Bedingungen, jedoch unter der Einwirkung einer niedrigen absoluten Beleuchtungsstärke, waren keine — oder zumindest nur geringe — Anzeichen einer Wanderung feststellbar.

Die Zahl der Untersuchungen reicht nicht aus, genauere Angaben in diesem Zusammenhang zu machen. Es ergibt sich aber aus den Beobachtungen, daß ein gleichartiges Verhalten, der über die gesamte Wassersäule verteilten Plankter, nicht zu erwarten ist.

Eine Deutung dieses Phänomens auf physiologischer Basis ist angesichts der naturgemäß groben Freilandmethodik sehr schwierig. Es besteht jedoch die Möglichkeit, an eine Wirkung der Änderungsgeschwindigkeit der Beleuchtungsstärke zu denken (vgl. S. 449 ff.), deren genaueres Studium jedoch dem Experiment vorbehalten bleiben muß.

VIII. DISKUSSION

In der Einleitung waren bereits die Gründe dargelegt worden, welche eine Bearbeitung des Problems der Vertikalwanderung auch im Freiland erforderlich machen. Es ist wichtig zu prüfen, ob die experimentellen Befunde im Freiland realisiert und damit auch in entsprechender Weise zu interpretieren sind, oder ob sich Unterschiede ergeben, die zu weiteren Fragestellungen veranlassen. Durch die Verknüpfung und Vergleichbarkeit von Freilanduntersuchungen und Experimenten scheint mir ein Weg gegeben zu sein, das gesamte Phänomen unter den jeweiligen und so verschiedenartigen Bedingungen der Gewässer letzten Endes verstehen zu lernen.

Das methodische Hauptziel der Freilanduntersuchung über die Vertikalwanderung ist die Analyse zeitlicher Veränderungen des vertikalen Verteilungsbildes, welche uneingeschränkt als Folge aktiver Bewegungen der Einzeltiere zu betrachten sind. Die Schwierigkeiten, die sich diesem Ziel entgegenstellen, und die Maßnahmen zu ihrer Überwindung waren an entsprechender Stelle besprochen worden. Hier sei das Grundsätzliche wiederholt: Grobe Fehler durch horizontale Dichteunterschiede vermeidet die Methode wiederholter Stichprobenentnahme zweifellos. Mitunter kann jedoch aus zeitlichen Gründen eine nur verhältnismäßig geringe Anzahl von Stichproben entnommen werden. Es besteht daher durchaus die Möglichkeit, daß die statistische Behandlung der Fangergebnisse zu gesicherten Unterschieden führt, die jedoch auf horizontale Dichteunterschiede zurückzuführen

sind und fälschlicherweise als Folge einer Wanderung gewertet werden. Auf Grund der Voruntersuchungen ergeben sich jedoch zwei wesentliche Kriterien, die neben der statistischen Analyse anwendbar waren:

1. der Trend der Änderungen aufeinanderfolgender Fangergebnisse bei gleichsinnig andauernder Änderung der Beleuchtungsstärke (z. B. andauernde Individuenzunahme bei wiederholten Planktonfängen in den oberen Wasserschichten bei fortwährender Abnahme der Beleuchtungsstärke);
2. die gleichsinnige Änderung aufeinanderfolgender Verteilungsbilder bei verschiedenen Vertretern des Planktons (z. B. andauernde Abnahme der Individuenzahl aufeinanderfolgender Fänge bei *Eudiaptomus*, *Daphnia*, *Bosmina* usw. bei fortwährender Zunahme der Beleuchtungsstärke).

Durch die Beschränkung der Untersuchungen auf extrem verschiedene Beleuchtungsverhältnisse, deren Änderung in einfacher und übersichtlicher Weise erfolgt, war die Möglichkeit gegeben, Vergleiche über das Ausmaß der Wanderung anzustellen. Die Berechtigung einer Interpretation der Fangergebnisse unter dem Aspekt der Beleuchtungsverhältnisse ohne Berücksichtigung anderer Faktoren war bereits in Kapitel V erörtert worden.

Formal nähert sich damit die Freilanduntersuchung einer der frühesten Methoden sinnesphysiologischer Forschung: der Beobachtung der Bewegungsreaktionen unter dem Einfluß des physikalisch meßbaren Außenfaktors. Aus den zahlreichen Einschränkungen, die einer Interpretation auf physiologischer Basis entgegenstehen, geht hervor, wie ungenau die Aussagen im Freiland im Verhältnis zur Beobachtung der Einzeltiere unter definierten Bedingungen im Experiment bleiben müssen. So werden aus der Fülle möglicher Bewegungsreaktionen nur die aktive Auf- und Abwärtsbewegung erfaßt und diese erst dann, wenn sie eine gewisse Zeit andauerte, so daß eine gegenüber den horizontalen Dichteunterschieden wesentliche Verschiebung des vertikalen Verteilungsbildes zustande gekommen ist. Dieser verhältnismäßig groben Beschreibung der Bewegungsreaktionen entspricht die Messung und Beschreibung der Reizänderungen in bezug auf das Einzeltier. Der Tagesgang der Beleuchtungsstärke wurde stets für eine bestimmte, konstante Tiefe angegeben. Diese Angaben werden nun um so weniger gelten, je schneller das Einzeltier während dieser Zeit nach oben oder unten schwimmt. Immerhin ergibt sich aus den Untersuchungen, daß die Plankter beispielsweise am Morgen bei der Abwärtswanderung fortwährend von isophotischen Linien immer höherer Energie „überholt“ werden. Das hat zur Folge, daß der Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit annähernd jenem entspricht, der für eine konstante Tiefe angegeben wurde (vgl. Abb. 51 C). Damit ist die Betrachtung der Beleuchtungsänderungen in dieser Weise gerechtfertigt. Es darf aber nicht unbeachtet bleiben, daß die einwirkenden Lichtreize durch geringe Lageänderungen des Einzeltieres im Wasser erheblich verändert werden können, da das Seiten- und Unterlicht jeweils nur einen Bruchteil des Oberlichtes beträgt (vgl. SAUBERER 1939). Daraus folgt, daß einer Deutung der Fangergebnisse auf physiologischer Basis unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen, wenn dies nach gleichen, exakten Maßstäben erfolgen soll, wie es bei experimentellen Untersuchungen möglich ist. Eine derartige verfeinerte Analyse kann daher grundsätzlich nicht Aufgabe der Freilanduntersuchung sein, durch welche das Experiment niemals ersetzt, wohl aber wesentlich ergänzt werden kann.

Die in den vorausgegangenen Kapiteln geschilderten Untersuchungen haben einige Beobachtungen ergeben, welche mit experimentellen Ergebnissen, insbe-

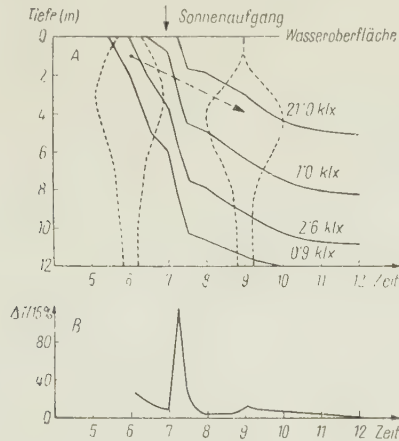


Abb. 96. A Neben dem Verlauf der isophotischen Linien: 0,9, 2,6, 7,0 und 21,0 Klx am Vormittag des 6. September 1958 im Lunzer Untersee sind zwei hypothetische Vertikalverteilungen angegeben, wobei folgende Untersuchungsergebnisse (vgl. S. 400, Abb. 10 bzw. S. 430) berücksichtigt wurden:

1. Um 6.00 Uhr befindet sich noch eine erhebliche Menge Plankton in 1 m Tiefe.
2. Die Abwärtswanderung ist gegen 9.00 Uhr in etwa 4 m Tiefe beendet.

Für die aus 1 m Tiefe abwärtswandernden Plankter wird gleichmäßige Schwimmgeschwindigkeit angenommen. Die zeitliche Veränderung der Tiefenposition ist durch einen Pfeil angegeben. Man erkennt, daß die in die Tiefe schwimmenden Plankter fortwährend von isophotischen Linien höherer Energie „überholt“ werden.

B Verlauf der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit (vgl. S. 391) für die abwärtswandernden Plankter unter Berücksichtigung der angenommenen, zeitlich veränderten Tiefenposition. Eine schnellere Abwärtswanderung kann auf Grund der Untersuchungen nicht angenommen werden. Bei geringerer Schwimmgeschwindigkeit nähert sich die Kurve jener, welche für ein konstantes Niveau angegeben wurde (vgl. Abb. 51 C).

sondere mit jenen von HARRIS und WOLFE (1955) weitgehend in Einklang stehen bzw. daraus verständlich werden.

Diese Beobachtungen waren:

1. In der frühen Morgendämmerung (< 1 Lux) findet bei kontinuierlich erfolgender, hoher relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit eine Aufwärtswanderung statt.
2. Die Abwärtswanderung beginnt für die einzelnen Vertreter bei zunehmender Beleuchtungsstärke (< 1 Klx) um so früher, je tiefer und ausgeprägter sich das Maximum einstellt.
3. Die Abwärtswanderung wird frühzeitig innerhalb eines Zeitabschnittes beendet, in welchem die absolute Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit den Höhepunkt überschritten hat, und die relative Änderung pro 15 min noch etwa 10% beträgt. Die Beleuchtungsstärke hat dann im Bereich der Maxima etwa 30% des Höchstwertes erreicht.
4. Die Aufwärtswanderung beginnt innerhalb der ersten beiden Stunden nach Sonnenhöchststand bei einer relativen Abnahme der Beleuchtungsstärke von $< 10\%$. Die Plankter erreichen die Wasseroberfläche schon bei einer Beleuchtungsstärke, die erheblich höher ist als jene, welche zu Beginn der Abwärtswanderung dort festzustellen war.

5. Lage und Ausprägung der Maxima hängen in hohem Grade von den Beleuchtungsverhältnissen ab.
6. In der Dunkelheit ist stets eine Verminderung der Individuenzahlen an der Wasseroberfläche festzustellen.
7. Am Ende der Aufwärtswanderung befinden sich noch zahlreiche Tiere in den tieferen Schichten.
8. Bei kontinuierlicher Änderung der Beleuchtungsstärke hängt das Ausmaß der Wanderung (Wanderamplitude) nicht vom Betrag der relativen Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit ab. Bei praktisch gleicher, relativer Änderung pro Zeiteinheit konnte bei hohen Beleuchtungsstärken eine Wanderung nachgewiesen werden, bei niedrigen Beleuchtungsstärken und sonst gleichen Bedingungen dagegen nicht oder nur in sehr geringfügigem Grade.

Aus der Zusammenstellung geht zunächst generell die Bedeutung des Lichtfaktors für den Verlauf der Vertikalwanderung hervor. Es ergibt sich weiterhin, daß die früheren Vorstellungen von einem absoluten Optimum im Sinne einer physikalischen Konstanten (RUSSEL 1927) nicht aufrecht erhalten werden können (vgl. S. 422).

Die Untersuchungen von HARRIS und WOLFE (1955) haben gezeigt, daß bereits bei geringen Beleuchtungsstärken (0,1 Lux) — auch bei fortlaufender Zunahme derselben — eine Aufwärtswanderung der vorher dunkeladaptierten Daphnien zustande kommt. Die Schwimmrichtung ist jedoch nicht von der Lage der Lichtquelle abhängig. Diese Wanderung, die auch bei augenlosen Daphnien beobachtet wurde (HARRIS und MASON 1956), wird einer rein photokinetischen Wirkung des Lichtes zugeschrieben und dürfte der Aufwärtswanderung des Crustaceenplanktons in der frühen Morgendämmerung entsprechen. Sie erfolgt nach HARRIS solange, bis die zunehmende Beleuchtungsstärke die Adaptationsgeschwindigkeit „überholt“. Nun beginnt die Abwärtswanderung, teilweise durch Hemmung der Schlagfrequenz der Antennen, teilweise aber auch durch typisch negativ phototaktische Reaktionen (SCHRÖDER 1959)¹⁾. Dadurch werden die Tiere in immer größere Tiefen geführt. Mit steigender Tiefe nimmt die Geschwindigkeit der Beleuchtungszunahme pro Zeiteinheit ab. Auch über der Wasseroberfläche erfolgt die Zunahme der Beleuchtungsstärke mit fortschreitender Tageszeit in immer geringerem Maße. Damit werden an das Adaptationsvermögen immer geringere Anforderungen gestellt, so daß schließlich die Adaptation mit den weiteren Änderungen der Beleuchtungsstärke Schritt halten kann. Infolge der fortlaufenden Adaptation an höhere Beleuchtungsstärken während der Abwärtswanderung beenden die Tiere die Wanderung bei einer Beleuchtungsstärke, die über jener liegt, welche zu Beginn der Abwärtswanderung an der Wasseroberfläche herrschte. Sobald die Beleuchtungsstärke wieder abnimmt, beginnt die Aufwärtswanderung. Die Plankter erreichen die Wasseroberfläche daher bereits bei einer Beleuchtungsstärke, die ebenfalls noch über jener liegt, welche am Morgen zu Beginn der Abwärtswanderung an der Oberfläche herrschte. Dort stauen sich nun die aufwärtsstrebenden Plankter. Sobald mit dem Einbruch der Dunkelheit die Bewegungsaktivität gehemmt wird, erfolgt ein Absinken und damit eine Verringerung der Individuenzahlen unmittelbar unter dem Wasserspiegel.

Die Bedeutung der Beleuchtungsstärke für die Lage der Maxima wurde bereits in Kapitel V (S. 421) erörtert. Dieser Zusammenhang kann aber auch unter einem

¹⁾ Es besteht in diesem Zusammenhang keine Veranlassung, auf die Diskussion über eine Beteiligung einer geotaktischen Komponente einzugehen. Vgl. hierzu SCHRÖDER 1959.

anderen Gesichtspunkt betrachtet werden. SCHRÖDER (1959) hat eine Zusammenstellung der Lage der Maxima gleicher Planktonarten in Gewässern mit verschiedenem optischen Milieu gebracht. Aus ihr geht hervor, daß die Maxima in um so größerer Tiefe anzutreffen sind, je höher das Transmissionsmaximum des Gewässers im Bereich der grünen Strahlung ist. SCHRÖDER führt dies mit Recht auf das relative Empfindlichkeitsmaximum der Crustaceen (vgl. VIAUD 1938, SCHRÖDER 1959) in eben diesem grünen Spektralbereich zurück. Es war nahelegend, in diesem Zusammenhang Vergleiche an beiden Lunzer Seen mit ihrem so verschiedenen optischen Milieu durchzuführen. Die Mindestvoraussetzung für einen solchen Vergleich ist jedoch, daß das Verhalten der Plankter in allen wesentlichen Punkten große Übereinstimmung zeigt. Dies war nicht der Fall, denn im Lunzer Obersee zeigten sich erhebliche Unterschiede im Verhalten, die von Alter und Geschlecht abhängig sind (SIEBECK 1960), so daß eine vergleichende Betrachtung der Tagestiefe allein unter dem Aspekt der Wirkung des optischen Milieus nicht mehr zu rechtfertigen war. Aus den Untersuchungen in Kapitel V konnte der Schluß gezogen werden, daß die Dynamik der Beleuchtungsverhältnisse für die Lage der Maxima von erheblicher Bedeutung ist. In Verbindung mit der Feststellung SCHRÖDERS wird man daher sagen können: Die Maxima gleicher Planktonarten werden — bei gleichem Verlauf der Beleuchtungsstärke über der Wasseroberfläche — in jenen Gewässern eine um so tiefere Position einnehmen, je mehr die Lage des Transmissionsmaximum dem Bereich des Empfindlichkeitsmaximums genähert ist.

Besonders bemerkenswert erschien mir die Feststellung, daß am Ende der Aufwärtswanderung immer zahlreiche Tiere auch noch in größerer Tiefe anzutreffen waren. RUTTNER (1929/30) machte im Lunzer Untersee dieselbe Beobachtung. Auch ELSTER (1936) spricht nach Untersuchungen im Bodensee nur von einer zunehmenden Streuung der Individuenzahlen (*Heterocope borealis*) in Richtung der Wasseroberfläche während der Abenddämmerung. Die Untersuchungen von JUDAY (1904) ergaben ähnliche Verhältnisse. Diese Beobachtungen widersprechen meiner Ansicht der Auffassung ULLYOTTS (1938), daß mit Beginn der Abnahme der Beleuchtungsstärke eine Aufwärtswanderung der gesamten Planktonbevölkerung einsetzt — unabhängig von der jeweiligen Tiefe der Einzeltiere. Die unmittelbare Untersuchung dieser Frage war mit Hilfe der geschilderten Fangapparatur nicht möglich. Es liegen jedoch einige Untersuchungen vor, aus welchen man den Schluß ziehen kann, daß das Verhalten der Plankter auch von deren Tiefenposition im Wasser beeinflußt wird. Bei diesen Untersuchungen handelt es sich um den Einfluß verschiedener Beleuchtungsverhältnisse auf das Ausmaß der Vertikalwanderung. Bei stark bedecktem Himmel können nämlich auch in den oberflächlicheren Wasserschichten jene Beleuchtungsverhältnisse annähernd realisiert werden, welche an wolkenlosen Tagen nur in größerer Tiefe anzutreffen sind.

Aus den Untersuchungen ergab sich, daß der Betrag der relativen und kontinuierlich verlaufenden Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit nicht entscheidend für das Ausmaß der Wanderung ist. Aus diesem Befund muß der Schluß gezogen werden, daß die über die gesamte Wassersäule verteilten Plankter bei gleicher und kontinuierlich verlaufender Änderung der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit nicht in gleicher Weise reagieren.

Eine physiologische Deutung dieses Befundes ist unter Berücksichtigung der zahlreichen Einschränkungen äußerst schwierig. Das WEBERSche Gesetz ist für diese Betrachtungen nicht zuständig, da es sich um kontinuierliche Reizänderungen handelt. In Anlehnung an die Interpretation der Experimente von

HARRIS und WOLFE (1955) scheint es nicht ausgeschlossen, daß es sich in diesem Fall um eine Wirkung der Geschwindigkeit der Reizänderung handelt. Es wäre denkbar, daß Reizänderungen unterhalb einer bestimmten Minimalgeschwindigkeit keine aktive Wanderung auszulösen vermögen. Damit könnte der Verbleib zahlreicher Plankter in der Tiefe bei abnehmender Beleuchtungsstärke gedeutet werden, da die Geschwindigkeit der Reizänderung mit zunehmender Tiefe abnimmt.

In der Tat kam CLARKE (1930) bereits zu der Meinung, daß die Reizgeschwindigkeit eine wichtige Rolle spielen müsse. Seine Beobachtungen an Daphnien wurden bis heute jedoch nicht wiederholt und systematisch durchgeführt.

Die Geschwindigkeit kontinuierlich erfolgender Beleuchtungsänderungen scheint von erheblicher Bedeutung für das Verständnis des Geschehens der Vertikalwanderung zu sein. Die Prüfung dieser Zusammenhänge muß dem Experiment vorbehalten bleiben, welches damit einen wesentlichen Beitrag über die Bedeutung des Lichts als auslösender Faktor für die Vertikalwanderung zu liefern vermag.

IX. ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird eine Fang- und Meßmethodik geschildert, die es gestattet, neben den Planktonuntersuchungen gleichzeitig die Strahlungsverhältnisse zu erfassen. Es wurden folgende Planktonorganismen berücksichtigt:
Eudiaptomus gracilis,
Acanthodaptomus denticornis,
Cyclops tatricus,
Daphnia longispina,
Bosmina longispina.
2. Untersuchungen über den tagesperiodischen Verlauf der Vertikalwanderung führen in beiden Seen zu folgenden Feststellungen:
 - a) Mit Beginn der Morgendämmerung findet bei sehr geringer absoluter Beleuchtungsstärke (< 1 Lux) und kontinuierlich erfolgender, hoher, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit eine Aufwärtswanderung statt.
 - b) Mit zunehmender, absoluter Beleuchtungsstärke (< 1 Klx) und rasch abnehmender, relativer Zunahme der Beleuchtungsstärke pro Zeiteinheit erfolgt die Abwärtswanderung.
 - c) Die Abwärtswanderung ist einige Stunden vor Sonnenhöchststand beendet. Die Maxima der einzelnen Vertreter befinden sich dann in um so größerer Tiefe, je früher ihre Abwärtswanderung begann.
 - d) Die ^{Abf}Abwärtswanderung beginnt frühzeitig nach Sonnenhöchststand. Die Oberflächenschichten werden bei einer Beleuchtungsstärke erreicht, welche über jener liegt, unter deren Einfluß am Morgen die Abwärtswanderung erfolgte.
 - e) Wenige Stunden nach Einbruch der Dunkelheit konnte das sogenannte „Mitternächtliche Absinken“ festgestellt werden.
3. Die Lage der Maxima ist unter Berücksichtigung verschiedener Strahlungsverhältnisse nicht mit der Annahme eines absoluten Optimums im Sinne

RUSSELS (1927) erklärbar. In Anlehnung an die Interpretation der Laborergebnisse von HARRIS und WOLFE (1955) wird der Versuch unternommen, das Geschehen mit Hilfe des Adaptationsbegriffes zu deuten. Danach kommt dem Adaptationsvermögen und der Vorgeschichte der Beleuchtungsverhältnisse für die Lage der Planktonmaxima die entscheidende Bedeutung zu.

4. Untersuchungen über das Ausmaß der Wanderung bei kontinuierlicher Änderung der Beleuchtungsstärke zeigen, daß der Betrag der relativen Änderung pro Zeiteinheit nicht entscheidend ist. Bei hoher absoluter Beleuchtungsstärke konnte bereits bei verhältnismäßig geringer relativer Änderung derselben eine Wanderung nachgewiesen werden. Bei sehr niedrigen absoluten Beleuchtungsstärken und hoher relativer Änderung waren höchstens geringfügige Anzeichen einer Wanderung festgestellt worden.

Dieser Befund führt zu der Annahme, daß der in beiden Lunzer Seen am Ende der Aufwärtswanderung in der Tiefe des Sees anzutreffende Anteil der Planktonbevölkerung sich in nur geringerem Maße an der Wanderung beteiligen kann. Eine physiologische Deutung dieser Feststellung kann erst auf Grund experimenteller Untersuchungen erfolgen. Es wird jedoch auf die Möglichkeit hingewiesen, daß der Geschwindigkeit der kontinuierlich erfolgenden Beleuchtungsänderung eine wesentliche Bedeutung für das Geschehen der Vertikalwanderung zukommt.

X. ANHANG

1. Bestimmung der kritischen Summendifferenzen ($D_{1\%}$)

$$D_{1\%} = W_{1\%}; \nu \cdot \sqrt{\frac{S^2(\text{Rest})}{q}}$$

S^2 Rest = Reststreuung (vgl. Analysenschema der VA)

q = Anzahl aufeinanderfolgender Fangzeiten

ν = Zahl der Freiheitsgrade des Restes

$W_{1\%}$ wird nach Tabellen von PEARSON and HARTLEY (1954) ermittelt.

Gesicherte Unterschiede werden mit * versehen.

2. Zu Kapitel VI, B. S. 431 (Abb. 61, 60, 64, 65)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall				$D_{1\%}$
<i>Eudiaptomus</i>	15.30	91,2	—	76,6			22,3
<i>gracilis</i>	16.45	145,5	54,3*	32,0		30,2	
♂♂	17.45	153,4	62,2*		7,9	—14,4	
<i>Eudiaptomus</i>	15.30	85,1		90,9			21,8
<i>gracilis</i>	16.45	154,1	69,1*	47,3		28,1	
♀♀	17.45	160,5	75,4*		6,3	—15,5	
<i>Daphnia</i>	15.30	107,7		70,0			27,2
<i>longispina</i>	16.45	150,6	42,8*	15,6		46,8	
	17.45	169,0	61,8*		19,6	— 7,6	
<i>Bosmina</i>	15.30	81,9		65,0			23,5
<i>longispina</i>	16.45	123,8	42,0*	18,5		54,7	
	17.45	155,0	69,2*		31,2*	7,7	

3. Zu Kapitel VI, C. S. 433 (Abb. 68, 67, 72, 73)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall	D ₁ %
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	12.30	116,2		15,3
	14.00	133,8	17,6* 32,9 — 2,3	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	12.30	91,2		18,9
	14.00	129,8	38,6* 57,5 19,7	
<i>Daphnia longispina</i>	12.30	71,9		21,2
	14.00	110,6	38,7* 59,9 17,5	
<i>Bosmina longispina</i>	12.30	63,0		36,1
	14.00	96,5	33,5 69,6 2,6	

4. Zu Kapitel VI, D. S. 434 (Abb. 76, 75, 79, 80)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall	D ₁ %
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14.15	123,0		27,7
	15.45	155,0	32,0* 59,7 4,3 —15,1 —42,8	
	18.00	139,9	+12,6	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14.15	124,2		31,2
	15.45	188,2	64,0* 95,2 32,8 —13,9 —55,8	
	18.00	186,4	28,0	
<i>Daphnia longispina</i>	14.15	155,8		28,6
	15.45	210,3	54,5* 83,1 25,9 8,5 37,1	
	18.00	218,8	—20,1	
<i>Bosmina longispina</i>	14.15	142,6		25,9
	15.45	202,1	59,5* 85,4 33,6 23,1 49,0	
	18.00	225,2	— 2,8	

Literatur

- BERGER, F., 1958: Über die Ursache des „Oberflächeneffektes“ bei Lichtmessungen unter Wasser. Wetter u. Leben 10. Jg., **11/12**, 164—170.
- CLARKE, G. L., 1930: Change of phototropic and geotropic signs in *Daphnia* induced by changes of light intensity. J. of exp. Biol. **7**, 109—131.
- 1933: Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in sub-marine irradiation. Biol. Bull. Woods Hole **65**, 402—436.
- CUSHING, D. H., 1950: The vertical migration of planktonic crustacea. Biol. Rev. **26**, 158—192.
- CUVIER, LE BARON, 1817: La règne animale. Paris.
- DEMOLL, R., 1921: Temperaturwellen (-seiches) und Planktonwellen. Arch. Hydrobiol. **13**, 313—320.
- DIRMHIRN, L., 1951: Neuere Strahlungsmessungen in den Lunzer Seen. Wetter u. Leben, 3. Jg., **11/12**, 258—263.
- 1953: Einiges über die Reflexion der Sonnen- und Himmelsstrahlung an verschiedenen Oberflächen (Albedo). Wetter u. Leben, 5. Jg., 86—94.
- ECKEL, O., 1948: Für die Praxis: Auf- und Untergang der Sonne, Tageslänge, Sonnenhöhe. Wetter u. Leben **2**, 51—54.

5. Z. Kapitel VI, F. S. 438 (Abb. 89, 88, 91, 92)

Art	Fangzeit	Summe	Summendifferenzen und Konfidenzintervall								D _{1%}
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14.15	157,3		25,9							21,9
	15.30	161,3	4,0	—17,9		25,7					
	17.30	164,1	6,8		2,8	—19,1					
	20.00	152,5	4,8		11,6		—11,6		—33,5	10,3	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14.15	126,6		39,0							28,1
	15.30	137,5	10,9	17,2		30,8					
	17.30	140,8	14,2		2,7	—25,4			—35,6		
	20.00	133,3	6,7		7,5		—7,5		20,6		
<i>Daphnia longispina</i>	14.15	151,0		28,3							27,9
	15.30	151,4	0,4	—27,5		53,8					
	17.30	177,3	26,3		25,9						
	20.00	179,9	28,9*		2,6	—2,0		2,6	30,5	—25,3	
<i>Bosmina longispina</i>	14.15	148,6		41,2							25,5
	15.30	164,3	15,7	—9,8		36,6					
	17.30	175,4	26,8*		11,1	—14,4			—42,5		
	20.00	158,4	9,8		17,0		—17,0		8,5		

*) Gesicherte Unterschiede nur bei den Cladoceren und nicht in unmittelbar aufeinanderfolgenden Zeiten.

- ELSTER, H.-J., 1936: Einige biologische Beobachtungen an *Heterocope borealis* Fischer (— *H. weismanni* Imhof). Int. Rev. Hydrobiol. **33**, 357—433.
- 1958: Zum Problem der quantitativen Methoden in der Zooplanktonforschung. Verh. Internat. Ver. Limnol. **12**, 404—411.
- EWALD, W. F., 1910: Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. Biol. Zbl. **30**, 1, 49, 379, 385.
- GESSNER, F., 1955: Hydrobotanik Bd. I, Energiehaushalt. VEB Deutscher Verlag d. Wissenschaften, Berlin.
- GÖTZINGER, G., 1912: A. Geomorphologie der Lunzer Seen und ihres Gebietes. Int. Rev. Hydrobiol. **3/4**, Suppl. 1/2, 1—156.
- HARRIS, I. E., and WOLFE, U. K., 1955: A laboratory study of vertical migration. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, **144**, 329—354.
- and MASON, P., 1956: Vertical migration in eyeless *Daphnia*. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, **145**, 280—290.
- HEBERDEY, F., u. KUPKA, E., 1941: Das Helligkeitsunterscheidungsvermögen von *Daphnia pulex*. Zeit. vgl. Physiol. **29**, 4, 541—582.
- JUDAY, C., 1904: The diurnal movement of Plankton Crustacea. Trans. Wiscon. Acad. Vol. XIV, part. II, 524—568.
- KIKUCHI, K., 1930: A comparison of the diurnal migration of plankton in eight Japanese Lakes. Mem. Coll. Sc. Kyoto Imper. Univ. Ser. B, Vol. V, 27—74.
- MAHRINGER, W., 1958: Über die spektrale Lichtdurchlässigkeit des Traunsees. Wetter u. Leben, **10**, Jg., **1/2**, 24—28.
- 1958: Der Oberflächeneffekt bei der Messung der Lichtdurchlässigkeit des Wassers mit dem Lunzer Unterwasserphotometer. Wetter u. Leben, **10**, Jg., **5/7**, 83—86.
- MERKER, E., 1940: Der Lichtschutz im belebten Wasser. Int. Rev. Hydrobiol. **40**, 174—196.
- NYDEGGER, P., 1957: Vergleichende limnologische Untersuchungen an sieben Schweizerseen. Beitr. z. Geol. d. Schweiz. Hydrologie **9**, Geogr. Verl. Kummerley & Frey, Bern.

- PEARSON, E. S., and HARTLEY, H. O., 1954: Biometrika Tables for Statisticians. Vol. I, Cambridge.
- RAGOTZKIE, R. A., and BRYSON, R. A., 1953: Correlation of currents with the distribution of adult *Daphnia* in lake Mendota. *J. Mar. Res.* **12**, No. 2, 175—172.
- RUSSEL, F. S., 1926/27: The vertical Distribution of Plankton in the sea. *Biol. Rev.* **2**, 213—262.
- RUTTNER, F., 1905: Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten im Großen Plöner See und in zwei nordböhmischen Teichen. *Plöner Forschungsberichte* **12**, 35—62.
- 1909: Über tägliche Tiefenwanderungen von Planktontieren unter dem Eise und ihre Abhängigkeit vom Lichte. *Int. Rev. Hydrobiol.* **2**, 397—432.
- 1914a: Bemerkungen zur Frage der vertikalen Planktonwanderungen. *Int. Rev. Hydrobiol.* **6**, Suppl. 6, 1—12.
- 1914b: Die Verteilung des Plankton im Süßwasser. *Fortsch. d. naturw. Forsch.* **X**, Abderhalden, 273—336.
- 1914c: Bericht über die Planktonuntersuchungen an den Lunzer Seen. *Int. Rev. Hydrobiol.* **9**, 518—527.
- 1929/30: Das Plankton des Lunzer Untersees, seine Verteilung in Raum und Zeit. *Int. Rev. Hydrobiol.* **23**, 1—138 u. 161—287.
- 1943: Beobachtungen über die tägliche Vertikalwanderung des Planktons in tropischen Seen. *Arch. Hydrobiol.* **49**, 474—492.
- 1952: Grundriß der Limnologie. 2. Auflage, Walter de Gruyter & Co.
- SAUBERER, F., u. ECKEL, O., 1938: Zur Methodik der Strahlungsmessungen unter Wasser. *Int. Rev. Hydrobiol.* **37**, 257—289.
- 1939: Beiträge zur Kenntnis des Lichtklimas einiger Alpenseen. *Int. Rev. Hydrobiol.* **39**, 20—55.
- u. RUTTNER, F., 1941: Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. Akad. Verlagsgesellsch. Becker & Erler, Kom.-Ges., Leipzig.
- 1958: Meteorologische Lichtmessungen in Wien. *Arch. Met. Geoph. Biokl.* **9**, 164—184.
- SCHRÖDER, R., 1959: Die Vertikalwanderungen des Crustaceenplanktons der Seen des südlichen Schwarzwaldes. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 25, Falkau-Schr. 4, 1—43.
- SIEBECK, O., 1960: Die Bedeutung von Alter und Geschlecht für die Horizontalverteilung planktischer Crustaceen im Lunzer Obersee. *Int. Rev. Hydrobiol.* **45**, 1, 125—131.
- TONOLLI, V., 1958: Ricerche sulla microstruttura di distribuzione dello zooplankton nel Lago Maggiore. *Mem. Ist. Idrobiol.* **10**, 125—152.
- ULLYOT, PH., 1938: Tägliche Wanderungen der Süßwasser-Crustaceen. *Int. Revue. Hydrobiol.* **38**, 262—284.
- VIAUP, G., 1938: Recherches experimentales sur le phototropisme des Daphnies. *Public. Fac. d. Lettres de Strassbourg* 2. S. Fasc. 84, 1—196.
- WEBER, E., 1957: Grundriß der biologischen Statistik. 3. Aufl., VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WHITNEY, L. V., 1938: Continual solar radiation measurements in Wisconsin Lakes. *Tr. Wisc. Acad.* **31**, 175.
- WORTHINGTON, E. B., 1931: Vertical movements of fresh-water Macroplankton. *Int. Rev. Hydrobiol.* **25**, 394—436.

Dr. OTTO SIEBECK
München 13
Agnesstraße 57, III. Sb.

Lebenslauf

Am 3. September 1930 wurde ich, Hans Otto Siebeck, als Sohn des Volkswirts Eduard Otto Siebeck und dessen Ehefrau Hanna Elisabeth, geb. Krempe, in Heidelberg geboren.

In den Jahren 1937-41 besuchte ich die Grund- und Volksschule in meiner Heimatstadt Eberbach am Neckar. Von 1941-51 war ich Schüler des „Realgymnasium Eberbach“, das ich nach der Reifeprüfung am 17. Juni 1951 verließ.

Mein Studium begann im Wintersemester 1951/52 an der Universität Heidelberg mit dem Hauptfach Zoologie und den Nebenfächern Botanik, Chemie und Physik. Nach der Diplom-Biologen-Vorprüfung im Wintersemester 1954/55 setzte ich mein Studium an der Universität München fort.

Im Frühjahr 1956 begann ich im Botanischen Institut der Universität München unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. Gessner meine Dissertation, die in ihrem weiteren Verlauf in der Biologischen Station in Lunz durchgeführt wurde.

